

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 62

7

ИЮЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД

1977

*Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко (главный редактор), Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин (секретарь), С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин (зам. главного редактора), В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тахтаджян, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), D. V. Lebedev, H. G. Levin (Secretary), S. J. Lipschitz, B. N. Norin (Associate Editor), V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan, A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev (Associate Editor), B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1. Телефон 218-36-12

Ленинградское отделение Издательства «Наука»

*Зав. редакцией М. П. Тулина. Технический редактор Г. А. Смирнова
Корректоры А. А. Гинзбург и Л. Б. Жукоборская*

*Сдано в набор 6/IV 1977 г. Подписано к печати 11/VII 1977 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 9¹/₂+4 вкл. (1¹/₂ печ. л.) = 13,65 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16,32. Тип. зак. 281.
М-09559. Тираж 2588.*

1-я тип. издательства «Наука», 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 581.9 (084.3-36) (474.5)

М. П. Наткевичайте-Иванаускене

ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЛИТВЫ В СВЯЗИ С ЕЕ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИМ РАЙОНИРОВАНИЕМ

M. P. NATKEVIČAITĖ-IVANAUSKIENĖ.
CHOROLOGICAL EVALUATION OF VASCULAR FLORA OF LITHUANIA
WITH REFERENCE TO ITS PLANT GEOGRAPHIC DIVISION

При помощи сопоставления хорологических спектров проб флоры отдельных географических пунктов Литвы с общим спектром ее флоры и спектрами сборных флор близких географических пунктов выявляются встречаемость видов отдельных хорологических групп на рассматриваемой территории и характер изменения их процентного участия в ее пределах. Аналогичную информацию о хорологических отношениях в пределах отдельных растительных формаций республики дает сравнение хорологического спектра всего видового состава исследуемой формации со спектрами хорологических групп видов ассоциаций, входящих в данную формацию.

Полученные данные обсуждаются с целью выяснения ботанико-географического положения и расчленения Литвы.

Постановка вопроса

География растительности Литвы представляет интерес не только с точки зрения детального изучения местных природных комплексов, но имеет значение и для решения некоторых вопросов пространственного подразделения растительности Северо-Западной Европы.

В ботанико-географическом отношении территория республики занимает критическое положение. Через нее проводят рубежи растительных зон (полос) и провинций (Kupffer, 1925; Regelis, 1930; Сочава и др., 1960; Meusel et al., 1965); при этом существуют значительные разногласия в ботанико-географической трактовке выявляемых крупных выделов растительности.

Согласно одним авторам, территория Литвы входит в неморальную зону (Regel, 1951, 1952) и соответственно в Среднеевропейский флористический регион (Meusel et al., 1965), другие относят ее к Североевропейской провинции Евросибирской темнохвойной растительной подобласти (Исаченко, 1974). Южную границу зоны (или подзоны) смешанных лесов одни исследователи (Лавренко, Сочава, 1950; Sjörs, 1963) проводят примерно по южной границе распространения на равнинах ели обыкновенной, другие (Ahti et al., 1968) переносят ее далее на север, придерживаясь в основном северо-восточной границы ареала граба, которая пересекает Литву.

Для выяснения ботанико-географического положения рассматриваемой территориальной единицы и уточнения рубежей определенных выделов растительности, очевидно, следует привлечь дополнительные факты. Такие данные мы искали в целях проверки проведенного нами флористико-фитоценологического районирования Литвы (Наткевичайте-Иванаускене, 1969).

Далеко еще не использованным источником подобной информации является сравнительная хорологическая характеристика флор отдельных территориальных единиц, флористического состава характерных для них растительных сообществ, а также растительных формаций в целом (термин «растительная формация» мы употребляем в понимании Гризебаха). Именно такого рода характеристике особое внимание уделял Регель (Regel, 1958a, б) в своих работах по изучению растительного покрова Литвы. Он выделил географические элементы флоры Литвы, используя их для построения общего флористического спектра республики и спектров элементов флоры ее отдельных луговых сообществ. Полученные спектры он увязывает с ботанико-географическим положением Литвы.

В своей интерпретации принадлежности вида к тому или иному элементу флоры К. Регель отступает от чисто географического подхода, руководствуясь в значительной мере историческими связями видов, а также учитывая их фитоценотические связи. Поскольку, однако, такие связи для многих видов еще не выяснены и оцениваются по-разному, установление подобных элементов в составе всей изучаемой флоры становится в значительной мере субъективным.

Для указанных выше целей мы считаем целесообразным по крайней мере на данном этапе исследований использовать чисто хорологическую группировку видов. Упомянутые спектры могут быть использованы для районирования лишь в том случае, если они обоснованы единым подразделением форм ареалов. В настоящее время это возможно на основе опорной системы форм ареалов Мейзеля, Йегера и Вейнерта (Meusel et al., 1965).

Разработанный Мейзелем метод диагнозов ареалов в пределах трехмерной фитогеографической системы координат имеет особое значение для сравнительных хорологических исследований. Прогресс в области этих исследований в основном тормозился несопоставимостью сравнительных хорологических данных разных авторов. Невозможность такого сопоставления обусловлена разногласиями в трактовке иерархической соподчиненности и ранга отдельных категорий классификации форм ареалов, значительными расхождениями в понимании объема и содержания хорологических групп видов (элементов), выделяемых разными авторами под одним и тем же названием, и, наконец, неопределенностью понятия элемента флоры.

В понимании Мейзеля элемент флоры (геоэлемент по Ю. Д. Клеопову, 1938) обозначает не какую-то группу видов, а приуроченность ареала таксона к определенным, хорошо охарактеризованным фитогеографическим выделам (регионам, провинциям, округам).

Руководствуясь диагнозами ареалов, можно выделить хорологические группы видов определенного географического распространения, а на основе типизации соответственных элементов флоры с учетом экологии, формы роста и исторических связей видов выявляются определенные типы ареалов (Jäger, 1970). Таким образом, в зависимости от поставленных целей, характера и этапа исследований при анализе ареалов мы можем учитывать как более широкую, так и более узкую (близкую) их географическую общность.

Сравнительная хорологическая характеристика флор отдельных территориальных единиц может быть использована для уточнения рубежей и флористико-географических, и ботанико-географических подразделений, поскольку ботанико-географическое районирование также опирается не только на данные по распределению сообществ, но и на сведения по распространению видов. Более того, поскольку первостепенными единицами, определяющими как растительность в целом, так и отдельные растительные сообщества, являются виды растений, мы разделяем точку зрения И. Шмитхюзена (1966), «что флористико-географическое деление соответствует пространственному делению, вытекающему из структуры сообществ» (с. 215). Этого, однако, нельзя сказать о генетическом подразделении флоры.

Хорологические группы видов и пробы флоры

В исследованиях по географии растительного покрова Литвы мы пользуемся хорологической группировкой видов, выработанной для хорологической характеристики видового состава луговых сообществ речных пойм республики (Наткевичайте-Иванаускене, Страздайте, 1973).

Мы различаем следующие основные хорологические группы видов.

А. Группы видов циркумполярного, евразийского и евросибирского распространения (далее для краткости будем их называть группами видов широкого регионального распространения): I — плюризональная, II — бореальная, III — бореотемператная, IV — температурная, V — температурно-субмеридиональная.

Б. Группы европейских видов (сюда включены и евроамериканские виды): VI — плюризональная, VII — бореальная, VIII — бореотемператная, IX — температурная, X — температурно-субмеридиональная, XI — субмеридиональная.

В. Группы чужеземных видов: XII — синантропная.

В пределах групп раздела А (I—V) мы выделяем подразделения циркумполярных, евразийских и евросибирских видов, а в группе I — также космополитных.

Как в отдельных группах, так и во всем изучаемом составе видов мы различаем следующие круги ареалов по океаническим связям: а — индифферентный, б — эвокеанически-субокеанический и субокеанический (в дальнейшем для краткости будем называть его субокеаническим), в — эвриокеанический и субокеанически-параокеанический (далее — эвриокеанический), г — эвконтинентально-субконтинентальный и субконтинентальный (далее — субконтинентальный), д — эвриконтинентальный и субконтинентально-параконтинентальный (далее — эвриконтинентальный).

Для поставленной нами цели очень важно вполне определенно установить эти связи. Это особенно сложный и запутанный вопрос. Ранее он решался в значительной мере произвольно, поскольку многие исследователи исходили в основном из тех различий, которые проявлялись на изучаемых ими территориях. Таким образом, одни виды в одних областях могли рассматриваться как океанические, а в других — как континентальные или индифферентные.

Вполне объективно степень океаничности ареалов может быть определена на основе фитогеографического деления океаничности Голарктики по Йегеру (Jäger, 1968). Те виды, ареалы которых в его схеме отмечены степенями океаничности oz_3 , ($oz_{(1)-3}$), (oz_{2-3}), ($oz_{(2)-3}$) и соответственными степенями континентальности, рассматриваются нами как индифферентные.

Хорологическая группировка всех дикорастущих видов сосудистых растений Литвы проведена автором настоящей статьи совместно с Ю. Балявичене-Страздайте и Р. Банджюлене (не учтены мелкие апомиктические виды родов *Hieracium* и *Taraxacum*, а также немногие сомнительные виды, связанные переходными формами с исходным).

С 1970 г. нами проводится систематическое обследование выборочных проб флоры в пределах Литвы на площадях по 100 км². Это соответствует рекомендуемому основному размеру стандартной пробы флоры (Юрцев, 1975). Исключение представляют площади двух проб флоры, а именно географических пунктов Зеленые озера и Панярай. Площадь каждой из них не превышает 10 км². Однако по числу обнаруженных видов они не уступают остальным изученным пробам (см. таблицу).

Очевидно, уровень репрезентативности флоры определенного географического пункта зависит не только от размера площади, но и от того, в какой мере на ней представлены местообитания, свойственные ландшафтному растительному комплексу данной местности.

Наряду с пробами флоры следует признать целесообразным использование для ботанико-географического районирования сравнительно-хорологических отношений в пределах отдельных растительных формаций рас-

**Участие хронологических групп и кругов видов (в процентах)
во флоре Литвы и флорах ее отдельных географических пунктов**

	Северная полоса	Граница между полосами		Южная полоса						Литва в целом 8	
	географические пункты и номера проб и спектров										
	Кегай 1	Векшай 2	Куршская коса 3	Зеленые озера 4	Каунас 5	Панярай 6	Мяркине 7	Панярай и Каунас 5+6	Панярай и Мяркине 6+7		
Площадь, км ²	100	100	100	10	150	10	100	160	110	1306	
Число видов	543	599	578	717	763	719	654	877	839		
Хорологические группы видов											
Циркумполярные, евразийские, евросибирские											
I — плюризональная	34.1	30.9	31.5	29.9	30.0	29.5	32.2	27.1	28.2	20.9	
II — бореальная	0.6	1.3	0.3	1.0	0.8	0.8	0.5	1.3	1.1	2.0	
III — бореотемператная	23.4	20.5	17.9	20.0	16.0	17.5	17.6	16.6	16.3	14.8	
IV — температурная	2.2	2.7	2.4	2.7	2.9	2.6	2.3	2.9	2.6	2.5	
V — температурно-субмеридиональная	9.8	13.0	13.5	13.4	14.4	13.5	14.1	14.1	14.4	13.7	
Европейские											
VI — плюризональная	3.9	3.2	3.8	2.7	3.1	2.9	3.1	3.0	2.7	2.5	
VII — бореальная	0.6	0.7	0.5	0.3	0.4	0.4	0.2	0.5	0.4	0.8	
VIII — бореотемператная	5.3	5.2	4.7	4.4	4.7	4.9	4.9	4.6	4.7	4.9	
IX — температурная	9.4	8.7	8.5	10.3	10.6	10.0	8.1	10.8	10.0	12.2	
X — температурно-субмеридиональная	8.0	10.3	11.3	11.4	11.7	12.8	13.3	12.9	14.2	15.4	
XI — субмеридиональная	—	—	0.2	0.1	0.4	0.1	0.2	0.3	0.1	0.2	
Чужеземные											
XII — синантропная	2.8	3.5	5.3	3.8	5.1	5.0	3.7	5.9	5.4	9.8	
Хорологические круги видов											
а) индифферентный	38.1	37.7	35.4	35.6	34.5	35.3	38.4	33.6	34.8	29.7	
б) субокеанический	3.1	5.5	7.8	3.2	4.5	3.5	3.4	5.0	4.4	11.0	
в) евроокеанический	47.5	43.7	42.3	46.2	44.0	45.2	41.2	43.6	43.2	40.4	
г) субконтинентальный	0.4	1.3	2.4	1.3	1.7	1.3	2.7	2.1	2.4	3.4	
д) евроконтинентальный	10.9	11.8	12.0	13.7	15.3	14.7	14.2	15.7	15.2	15.5	

смаатриваемой территории. Для этих целей уже использовалась в какой-то мере хронологическая характеристика видового состава луговых фитоценозов Литвы (Regel, 19586; Наткевичайте-Иванаускаене, Страздайте, 1974).

В нашей работе по инвентаризации видов сосудистых растений отдельных географических пунктов принимали участие студенты-биологи Вильнюсского университета. Полный учет высших растений Куршской косы провела Р. Банджюлене, которая построила хронологический спектр.

Для построения спектров использованы также монографические исследования флоры следующих географических пунктов: Каунас и его окрестности (Kuprevičius, 1931), Зеленые озера под Вильнюсом (Slawiński, 1924), Панярай (Mowszowicz, 1938). Для сравнения построены также 2 спектра сборных флор. Каждую из них составляют виды, обнаруженные в двух соседних географических пунктах. Работа по построению хронологических спектров проведена мною и Ю. Тупчяускайте.

Таким образом, были построены хронологические спектры отдельных проб флоры и сборных флор следующих географических пунктов (перечень их соответствует нумерации на рисунке и в таблице): 1. Кегай (Жемайтский возвышенный район), 2. Векшай, 3. Куршская коса, 4. Зеленые озера под Вильнюсом, 5. Каунас и его окрестности, 6. Панярай, недалеко от Вильнюса, 7. Мяркине (район юго-восточной песчаной равнины).

Хорологические отношения во флоре Литвы

Сводка данных, полученных нами в результате хорологического изучения флоры сосудистых растений Литвы и проб флоры отдельных ее географических пунктов, а также сборных флор двух близких пунктов приведена в таблице.

Общими для всех спектров проб флоры отдельных географических пунктов являются следующие показатели.

1. Из групп, относящихся к монозональному типу ареалов (II, IV, VII, IX, XI группы с ареалами, расположенными в пределах одной фито-географической зоны), значительным удельным весом (8—11 %) обладает только температурная европейская группа (IX). Температурная группа широкого регионального распространения (IV) составляет лишь 2—3 %. Особенно низок удельный вес бореальных (II и VII) и субмеридиональной (XI) групп. Каждая из трех упомянутых групп почти во всех пробах флоры не превышает 1 %.

2. Наиболее высоким удельным весом обладают три ведущие группы широкого регионального распространения. В убывающем порядке три первых места занимают плюризональная (I), бореотемператная (III) и температурно-субмеридиональная (V) группы. Далее следуют европейские группы, но они соответственно распределяются в восходящем порядке: плюризональная (VI) группа обладает наименьшим удельным весом, далее следуют бореотемператная (VIII), температурная (IX) и температурно-субмеридиональная (X) группы; в пробе Жемайтской возвышенности (см. рисунок, 1) две последние группы меняются местами.

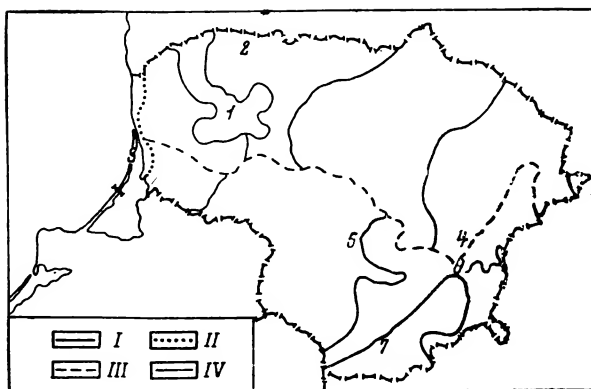
Явное превосходство в монозональном типе ареалов температурной европейской группы указывает на то, что рассматриваемая территориальная единица относится к Среднеевропейскому, а не к Североевропейскому региону растительности. Большой перевес в каждой пробе обоих океанических кругов форм ареалов (составляющих вместе 45—51 %) по сравнению с континентальными (11—17 %) свидетельствует против включения ее в Сарматскую флористическую провинцию.

Наряду с вышеотмеченными показателями, характерными для всех исследуемых проб флоры, проявляются также закономерные различия между хорологическими спектрами отдельных географических пунктов.

С севера на юг заметно уменьшается процентное участие бореотемператной (III) группы широкого регионального распространения и, наоборот, увеличивается доля температурно-субмеридиональных (V и в особенности X) групп. Эти различия хорошо иллюстрирует разница между процентным содержанием бореотемператных (III, VIII группы) и температурно-субмеридиональных (V, X группы) видов.

В пробах северной полосы Прибалтийской провинции растительности (см. рисунок, пробы 1, 2) бореотемператные формы ареалов представлены больше, чем температурно-субмеридиональные. В пробах, находящихся на границе между северной и южной полосами данной провинции (проба 4), эта разница почти равна нулю. Куршская коса (проба 3) также находится на границе упомянутых полос растительности (Наткевичайте-Иванаускаене, Банджюлене, 1975). Повышенное процентное участие температурно-субмеридиональных видов во флоре Куршской косы объясняется господством фитоценозов дюн. В пробах южной полосы Прибалтийской провинции растительности (пробы 5—7) температурно-субмеридиональные формы ареалов представлены больше, чем бореотемператные.

Спектр Жемайтской возвышенности (проба 1) отличается особенно высоким удельным весом III группы и пониженным V и X групп и континентальных кругов. Такие отношения подтверждают правильность выделения особого Жемайтского возвышенного растительного района, характеризующегося наличием южно-таежного комплекса фитоценозов. К северу (на территории Латвии) этот район, по-видимому, распространяется на Курземскую возвышенность и поэтому заслуживает названия Жемайтского-Курземского возвышенного растительного района.



Географические пункты исследований проб флоры.

Границы: I — провинции растительности, II — подпровинции, III — полосы, IV — районы (по Наткевичайте-Иванаускаене, 1969).

Следует, однако, отметить, что изменение соотношения между бореотемператными и температурно-субмеридиональными формами ареалов по мере продвижения из северной полосы растительности в южную обусловлено векторизованным характером изменения числа температурно-субмеридиональных видов. Между тем число бореотемператных видов почти одинаковое в пробах северной и южной полос и их удельный вес изменяется главным образом в зависимости от общего числа видов отдельных проб (общее число видов в пробах северной полосы меньше, чем в южной), а также от наличия соответствующих местообитаний (например, во флоре Куршской косы бореотемператных видов III группы — 104, а во флоре Зеленых озер — 143).

Повышенным удельным весом видов субокеанического круга отличается спектр флоры Куршской косы (проба 3). Это признак, характерный для Западной подпровинции Прибалтийской провинции растительности.

Дальнейшую информацию о ботанико-географическом положении и расчленении Литвы дает сравнение хорологических спектров отдельных проб флоры (см. таблицу, спектры 1—7) с общим хорологическим спектром флоры республики (спектр 8) и суммарными спектрами проб двух близких географических пунктов (спектры 5+6 и 6+7). В результате такого сравнения можно установить следующие неравноценные для ботанико-географического районирования категории хорологических групп и кругов.

1. Группы, процентное содержание которых во всех спектрах проб флоры почти такое же, как в общем спектре флоры Литвы и в сборных спектрах двух проб флоры. Число видов этих групп изменяется соответственно изменению общего числа видов изучаемых флор. Эти группы в целом не несут определенной информации для ботанико-географического районирования. К ним относятся: температурная группа широкого регионального распространения (IV) и европейские — плюризональная (VI), бореальная (VII), бореотемператная (VIII) группы.

2. Группы и круги, представленные в спектрах отдельных проб флоры больше, чем в общем спектре флоры республики; при суммировании проб их процентное участие уменьшается. Они содержат основное ядро часто встречающихся на территории Литвы видов. К ним относятся: плюризональная (I), бореотемператная (III) группы широкого регионального распространения, индифферентный (а) и эвриокеанический (в) круги форм ареалов.

3. Группы и круги, процентное участие которых в спектрах проб флоры северной полосы растительности меньше, чем в общем спектре флоры республики, а в спектрах проб флоры южной полосы — почти такое же, как в общем спектре. Такие отношения наблюдаются в температурно-субмеридиональной (V) группе широкого регионального распространения и эвриконтинентальном (д) круге форм ареалов и свидетельст-

вуют о наличии на территории Литвы достаточно резкого флористического градиента у видов этой группы и этого круга.

4. Группы и круги, представленные в спектрах отдельных проб флоры меньше, чем в общем спектре республики; при суммировании проб их процентное участие увеличивается. Они обладают наибольшим набором более или менее редких в республике видов и несут, как и группы выше-рассмотренной 3-й категории, основную информацию о ботанико-географическом расчленении данной территории. К ним относятся температурная (IX) и температурно-субмеридиональная (X) европейские группы, весьма незначительно представленная бореальная (II) группа широкого регионального распространения, субокеанический (б) и субконтинентальный (г) круги форм ареалов, а также и синантропная (XII) группа.

Таким образом, при сопоставлении общего флористического спектра Литвы и ее сборных флористических спектров со спектрами проб флоры отдельных географических пунктов выявляются встречаемость видов отдельных хорологических групп на данной территории и характер изменения их процентного участия.

Так, например, несмотря на то что температурно-субмеридиональные виды (V и X группы) в общем спектре флоры Литвы имеют значительно более высокий удельный вес (29%), чем бореотемператные (III и VIII группы составляют 20%). основное ядро часто встречающихся на территории Литвы видов наряду с плюризональной (I) группой образует бореотемператная (III) группа широкого регионального распространения. Это согласуется с положением рассматриваемой территории в северной части Среднеевропейского растительного региона. Между тем виды температурно-субмеридиональных форм ареалов в основном занимают критическое (с фитогеографической точки зрения) положение на рассматриваемой территории. Изменение их процентного участия носит векторизованный характер и дает существенную информацию для выявления ботанико-географических рубежей.

Наличие на территории Литвы рубежа между северной и южной половинами подзоны широколиственно-хвойных лесов подтверждается характером изменения удельного веса температурно-субмеридиональной (V) группы широкого регионального распространения. Удельный вес этой группы стабилизируется в южной части Литвы.

Однако процентное участие температурно-субмеридиональной европейской группы (X) в пробах флоры южной части Литвы еще не достигает устойчивой величины. Эти данные говорят о том, что рассматриваемая часть Литвы в основном относится к подзоне смешанных (а не широколиственных) лесов. Более устойчивый удельный вес X группа, по-видимому, приобретает в районе Юго-восточной песчаной равнины.

Если значительный удельный вес температурной европейской группы (как мы уже говорили) свидетельствует о принадлежности рассматриваемой территории к Среднеевропейскому региону растительности, то характер изменения процентного участия видов температурно-субмеридиональных групп (V и X) на территории Литвы подтверждает обоснованность выделения в этом регионе Прибалтийской провинции растительности.

Хорологические отношения в видовом составе отдельных растительных формаций и фитоценозов

Вышеотмеченные отношения проявляются также при сопоставлении хорологического спектра всего видового состава рассматриваемой растительной формации со спектрами ее отдельных ассоциаций, (или субассоциаций). В результате такого сопоставления можно установить, какие хорологические группы содержат основное ядро видов, часто встречающихся в сообществах этой формации, и какие группы содержат наибольшее число редких для нее видов.

В спектрах луговых сообществ речных пойм Литвы (Наткевичайте-Иванаускаене, Страздайте, 1974) I группа представлена значительно больше,

а IX и XI — меньше, чем в общем спектре луговой формации Литвы. Таким образом, основное ядро часто встречающихся на пойменных лугах Литвы видов содержит плуризональная группа широкого регионального распространения, а наибольшее число редких видов — температурная и температурно-субмеридиональная европейские группы.

С точки зрения ботанико-географического районирования представляют интерес отношения, проявляющиеся в группах III, V и VIII сообщества, в которых температурно-субмеридиональная группа (V) широкого регионального распространения представлена больше, чем в общем спектре видов луговой формации Литвы, а бореотемператные группы (III и VIII), наоборот, меньше, являются в Литве или реликтовыми (например асс. *Bromus erectus* — *Briza media* + *Trifolium pratense*) или характерными для района юго-восточной равнины Литвы (например, асс. *Festuca rubra* — *Carex hirta* — *Armeria elongata*). Отмеченные отношения указывают на их связь с центральноевропейским ландшафтным растительным комплексом.

В луговых сообществах Литвы, как и в пробах флоры отдельных географических пунктов, процентное участие обоих океанических кругов форм ареалов гораздо выше, чем континентальных. Эти данные не согласуются с указанием Регеля (1958а, б), что континентальное влияние во флоре Литвы и в ее луговых сообществах сильнее, чем океаническое. Это противоречие объясняется тем, что при оценке океанических связей К. Регель в основном учитывал субокеанические виды, а при оценке континентальных — наряду с субконтинентальными и эвриконтинентальные виды.

Проведенный нами анализ хорологических отношений в видовом составе растительного покрова рассматриваемой территориальной единицы путем сопоставления хорологических спектров проб флоры ее отдельных географических пунктов с общим спектром флоры Литвы и со спектрами сборных флор соседних пунктов дает достаточно определенную информацию для ботанико-географического районирования. Приведенные данные свидетельствуют в пользу выделения в Среднеевропейском регионе растительности Прибалтийской провинции с двумя подпровинциями — западной и восточной, подтверждающие наличие на территории Литвы рубежа между северной и южной полосами этой провинции и достаточно определенно указывают на фитогеографическую обособленность Жемайтского возвышенного растительного района.

ЛИТЕРАТУРА

- Исаченко Т. И. (1974). Новая обзорная карта растительности европейской части СССР как основа для ботанико-географического районирования (на примере таежной области). Тез. докл. IV Всес. совещ. по классификации растительности. Львов. — Клеопов Ю. Д. (1938). Проект класифікації географічних елементів для аналізу флори УРСР. Ж. Інст. Бот. АН УРСР, 17 (25). — Лавренко Е. М., В. Б. Сочава. (1950). Карта растительности Европейской части СССР. — Наткевичайте-Иванаускаене М. П. (1969). Флористико-фитоценологическое районирование Литвы. Бот. ж., 54, 1. — Наткевичайте-Иванаускаене М., Р. Банджюлене. (1975). Зональная граница растительности на территории Куршской косы. Науч. тр. высших учебных заведений Лит. ССР. Биология, 14. — Наткевичайте-Иванаускаене М. П., Ю. Ю. Страздайте. (1973). Хорологические группы видов как распознавательный признак единиц растительности (1. Хорологические группы видов луговых сообществ речных пойм Литвы). Тр. АН Лит. ССР, сер. В, 3 (63). — Наткевичайте-Иванаускаене М. П., Ю. Ю. Страздайте. (1974). Хорологические группы видов как распознавательный признак единиц растительности (2. Фитогеографическая характеристика луговых сообществ речных пойм Литвы). Тр. АН Лит. ССР, сер. В, 1 (65). — Сочава В. Б., Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко. (1960). Зональное разделение советской Прибалтики на основе среднemasштабной геоботанической карты. Бот. ж., 45, 6. — Шмитхюзен И. (1966). Общая география растительности. — Юрцев Б. А. (1975). Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. Бот. ж., 60, 1. — Ahti T., L. Hämet-Ahti, J. Jalas. (1968). Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. Ann. Bot. Fennici, 5. — Jäger E. (1968). Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. Feddes Repertorium, 79, 3—5. — Jäger E. J.

(1970). Charakteristische Typen mediterran-mitteleuropäischer Pflanzenareale. Feddes Repertorium, 81, 1—5.— K u p f f e r K. R. (1925). Grundzüge der Pflanzengeographie des Ostbaltischen Gebietes.— K u p r e v i č i u s J. (1931). Medžiaga Kauno apylinkių florai (žieduočiams ir sporuočių induočiams) tirti. Kosmos, 7.— M e u s e l H., E. J ä g e r, E. W e i n e r t. (1965). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora.— M o w s z o w i c z J. (1938). Flora i zespoly roślinne «Gór Ponarskich» i ich najbliższych okolic. Prace Tow. Przyj. Nauk w Wilnie, XI, XII.— R e g e l s K. (R e g e l C.). (1930). Lietuvos paskirstymas į augalų geografines dalis. Kosmos.— R e g e l C. (1951, 1952). Botanische Betrachtungen auf einer Reise in Schweden. Ber. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 1951, 1952.— R e g e l C. (1958a). Studien über Florenelemente. I. Österreich. Bot. Zeitschr., 104, 4/5.— R e g e l C. (1958b). Über litauische Wiesen (Vierte Folge). Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 33.— S j ö r k s H. (1963). Amphi-Atlantic zonation, Nemoral to Arctic. In: A. Löve, D. Löve (ed.). North Atlantic biota and their history.— S l a w i ŋ s k i W. (1924). Zielone jeziora pod Wilnem.

Вильнюсский государственный
университет.

Получено 24. VI 1976.

S U M M A R Y

Occurrence of species of separate chorological groups of Lithuania was examined and the character of changes of their percental participation in the flora of the region has been revealed by means of comparison of chorological spectra of floral samples of separate geographical regions of Lithuania with general spectrum of its flora and with that of complex floras of some proximate geographical stations.

Analogous information on chorological relations in separate plant formations of the region is presented by a comparison of chorological spectrum of specific composition of the plant formation investigated with the spectra of chorological groups of species of the associations, appertaining to this formation.

The data obtained are discussed with respect to elucidation of plant geographical position and division of Lithuania.

УДК (211-17) 581.526.533 (571.511)

Н. В. Матвеева, Ю. И. Чернов

АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ПОЛУОСТРОВА ТАЙМЫР. I

N. V. MATVEYEVA, YU. I. CHERNOV. ARCTIC TUNDRAS
AT THE NORTH-EAST OF TAIMYR PENINSULA. I

Дана характеристика природных условий, состава флоры и фауны, ландшафтного распределения видов и некоторых приспособительных особенностей организмов на северо-восточном побережье Таймыра — в окрестностях бухты Марии Прончищевой. По сравнению с подзоной типичных тундр отмечено заметное обеднение флоры цветковых и фауны, которое происходит отчасти за счет выпадения некоторых таксонов и в большей степени в результате сильного обеднения видами многих крупных групп растительного и животного мира. Характерная особенность фаунистического и отчасти флористического состава местных сообществ — представленность одиночными видами многих групп, играющих тем не менее существенную ценотическую роль. При общем таксономическом обеднении некоторые формы сохраняют или даже усиливают свое ценотическое значение по сравнению с более южными подзонами. Главнейшая черта флоры и фауны — чрезвычайно высокий удельный вес собственно арктического элемента. Почти полностью отсутствуют гипоаркты, очень мала роль гемиярктиков. Из морфологических адаптаций цветковых растений наиболее заметны усиление дернистости и формирование многостебельных куртин, подушек, шпалер. В составе морфоадаптивных типов животного населения отмечено исчезновение комплекса хортобионтов, облигатных обитателей глубоких слоев почвы и ризофагов. Наиболее характерный элемент населения беспозвоночных — формы, адаптированные к обитанию на поверхности грунта. Основные изменения в составе трофических групп — обеднение комплекса фитофагов; основную часть зоомассы образуют сапрофаги, микрофитофаги и микофаги; повышается доля хищников. Основная тенденция в ландшафтном перераспределении видов животных и растений — массовый выход на плакоры видов, обитающих в подзоне типичных тундр в менее благоприятных (по сравнению с плакорами) интразональных условиях.

Общая характеристика района исследований

К арктическим тундрам обычно относят северную подзону тундровой зоны (Самбук, Дедов, 1934; Городков, 1935; Андреев, 1938; Александрова, 1971, и др.). Сравнительно небольшими фрагментами эта подзона представлена на побережье Северного Ледовитого океана, на островах и полуостровах (Новая Земля, Ямал, Гыдан, низовья р. Лены, Новосибирские о-ва, о. Врангеля). Только на Таймыре они простираются на значительной территории вдоль его северного и северо-восточного побережий. Южная граница арктических тундр на Таймыре, по нашим представлениям, соответствует изотермам среднеиюльской температуры от 4° в центре полуострова до 5° на его восточной и западной окраинах.¹ На севере полуострова арктические тундры контактируют с полярными пустынями, которые развиты в районе мыса Челюскин (Матвеева, Чернов, 1976).

В подзоне арктических тундр (по сравнению с более южными подзонами) уменьшается средообразующая роль растительного покрова; в результате этого он становится более «чутким» к изменениям среды и

¹ В. Д. Александрова (1971) относит к арктическим тундрам более широкую полосу, ограниченную с юга примерно изотермой июля 6°.

сильнее варьирует по элементам ландшафта. На различных структурных грунтах с упорядоченным и неупорядоченным распределением элементов, образованных отсортированным или неотсортированным материалом, имеющих вид многоугольников, кругов, сетей, полос и т. д. (Уоншберн, 1958), формируются разнообразные по узору растительные сообщества. Преобладает аппликативный тип сообществ, в которых растительный покров — вторичное образование по сравнению с голым грунтом; в значительно меньшей степени выражен другой тип образования пятен голого грунта, широко распространенный в более южных подзонах, когда пятна появляются в сплошной моховой дернине путем ее разрыва в результате криогенного поднятия монолита почвы, солифлюкции, экспульсии пльвунного горизонта и т. д. Полигонально-пятнистые сообщества подзоны арктических тундр на небольших площадях образуют множество серий, структурных вариантов с различными размерами и характером размещения их элементов, обусловленных интенсивностью криогенных процессов, характером подстилающей породы, положением в рельефе и т. д.

Летом (июль—август) 1972—1973 гг. мы исследовали структуру сообществ арктических тундр на восточном Таймыре, на побережье бухты Марии Прончищевой (75°30' с. ш.). Среднегодовая температура в этом районе —14°. Вегетационный период длится 2.5 месяца. Только июль и август имеют положительные среднемесячные температуры (4.0 и 3.4°). Но и в эти месяцы температура нередко падает ниже нуля, особенно во второй половине августа. Сумма осадков за год в среднем составляет 207 мм. Глубина снежного покрова на открытых плоских поверхностях не превышает 30 см. Снежки под крутыми склонами и высокими обрывами не успевают растаять и, по-видимому, могут существовать годами. В течение лета выпадает снег.

Различия в температурном режиме почвы на плакоре и на южных склонах незначительны (рис. 1). Невелики контрасты и на разных глубинах в почве. В теплые солнечные дни разница между температурами на поверхности почвы и на глубине 2, 5 и 10 см составляет всего 2—4°, а в пасмурные —1—2°. Ночью эти различия почти исчезают. Растительный покров значительно слабее, чем в подзоне типичных тундр (Романова, 1971; Матвеева, 1974), влияет на прогревание верхних горизонтов почвы: в солнечную погоду в пределах пятен голого грунта на глубине 5 и 10 см температура лишь на 2—3° выше, чем на тех же глубинах под моховой дерниной (см. рис. 1). В пасмурные дни эти различия совсем исчезают. Таким образом, в целом температурный режим в различных элементах мезо-, микро- и нанорельефа данного ландшафта в отличие от подзоны типичных тундр (пос. Тарей) сильно выровнен и в этом имеет много общего с температурным режимом почв в полярных пустынях (Матвеева, Чернов, 1976). Вместе с тем суточный ход температур выражен весьма отчетливо: разница между днем и ночью составляет около 5° в пасмурные дни и до 10° в солнечные.

Можно считать, что в течение вегетационного периода (июль—август) жизнедеятельность организмов, сосредоточенных в верхних слоях почвы (10—15 см), происходит при температуре 5—7° днем и 1—4° ночью. Лишь в редкие солнечные дни почва может прогреваться до 16°.

Наши исследования проводились на плоской равнине с отметками высот 30—40 м над ур. м. Ее поверхность сложена морскими четвертичными отложениями, представленными средними суглинками. Встречаются выходы коренных пород (глинистых алевролитов) в виде мелкообломочного щебня. Поверхность плоских участков разбита трещинами на полигоны с поперечником 0.5—0.8 м. Углы полигонов сглажены, так как трещины заполнены растительной дерниной, которая частично покрывает и края полигонов. В центральной части полигонов сплошной покров отсутствует и поверхность пятен голого грунта разбита трещинами усыхания на мелкие медальоны. В результате термокарста на плоских участках водоразделов образуются мочажины различной степени обводненности. Одна из характерных особенностей рельефа — наличие массивов бугров-байд-

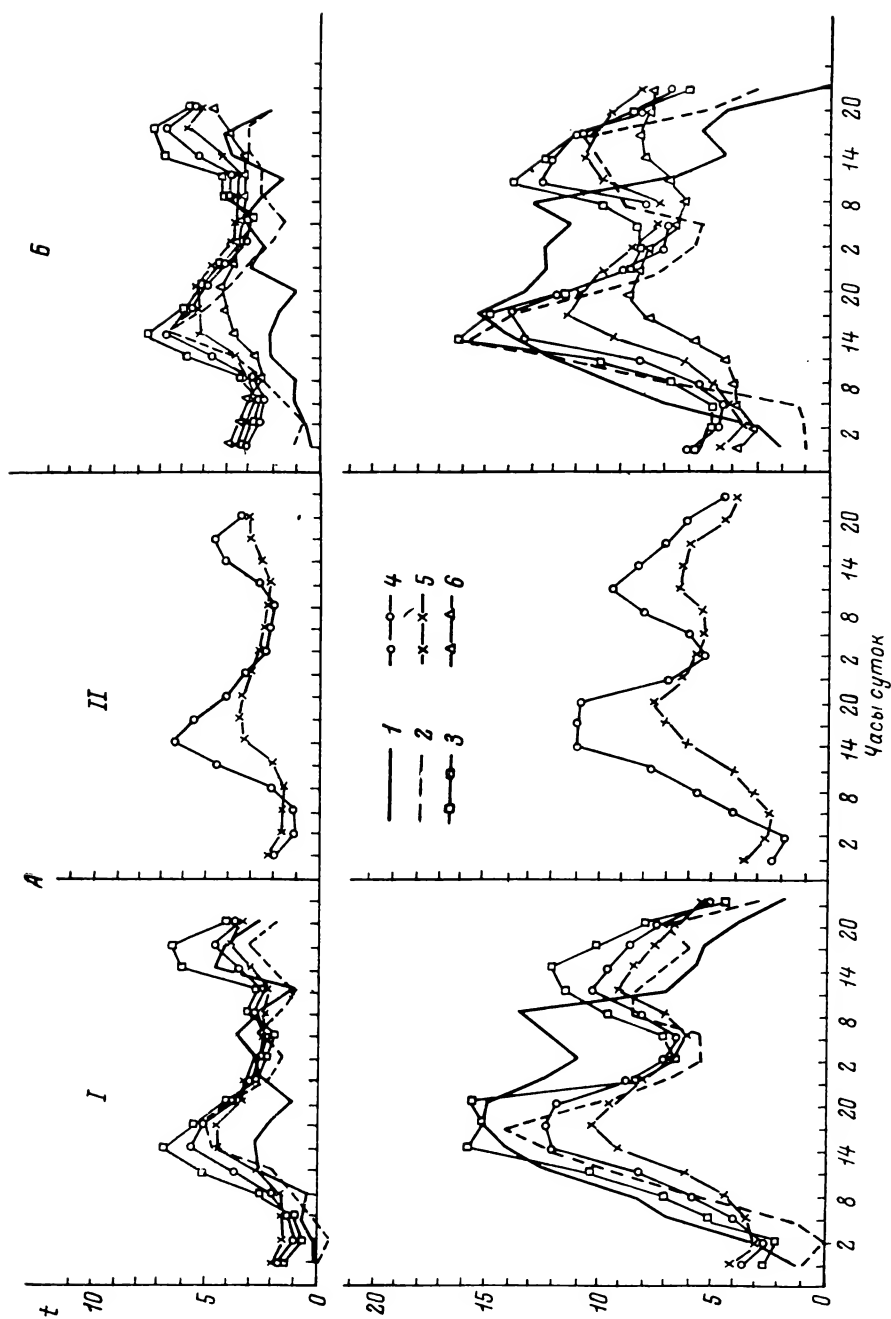


Рис. 1. Суточный ход температур в оживково-моховой полигонально-пятнистой тундре на водоразделе (А) и в разнотравно-злаковом сообществе на южном склоне (Б).
Верхний ряд — пасмурный день; нижний — солнечный; I — пятно голого грунта, II — моховая дернина; 1 — воздух, 2 — поверхность почвы, 3 — на глубине 2 см, 4 — 5 см, 5 — 10 см, 6 — 20 см.

жарахов, что указывает на распространение в данном районе ископаемых полигональных льдов. Комплексы байджарахов с разделяющими их ложбинами развиты в верхних частях склонов долин ручьев, в их верховьях, по берегам бухты и моря. Нарушения почвенно-растительного покрова вызывают таяние ископаемых жильных льдов, что приводит к образованию оползней. Размеры оползневой территории составляют тысячи квадратных метров.

Глубина почвенного профиля не превышает 50—60 см. По механическому составу почвы — средние суглинки, реакция — слабокислая. Почвенные горизонты отчетливо прослеживаются лишь в верхней части: выделяются аккумулятивно-гумусовый и глеевый. В трещинах скапливается слаборазложившийся торф. Торфянистый горизонт углубляется в виде «кармана» под крупными куртинами растений, например, таких, как *Novosieversia glacialis*, а также и под более мелкими: *Myosotis asiatica*, *Eritrichium villosum*, *Saxifraga hirculus*, *S. caespitosa*. Для почвенного профиля характерно повышенное содержание обломочного материала.

Интенсивные процессы, приводящие к растрескиванию и формированию структурных грунтов, протаиванию жильных льдов и т. д., — причина образования крайне разнообразных форм мезо-, микро- и нанорельефа. Последний часто усиливается большим количеством видов с подушковидной формой роста. Все это разнообразит среду обитания и даже способствует некоторому усилению количественного развития организмов, мирящихся с рядом неблагоприятных факторов.

Наряду с общим ухудшением условий жизни, усилением их экстремальности, что обусловлено снижением радиационного баланса, некоторые элементы среды в подзоне арктических тундр даже более благоприятны для определенных групп организмов и биологических процессов, чем в более южных субарктических районах. Так, вследствие отсутствия сплошного мохового покрова в зональных сообществах на плакорах минеральный грунт прогревается здесь не хуже, чем в моховых сообществах на водоразделах подзоны типичных тундр. Косвенное доказательство этого: глубина сезонного протаивания мерзлоты уменьшается от типичных к арктическим тундрам не пропорционально ухудшению общего температурного режима. Так, глубина сезонного оттаивания в зональных сообществах в Тарее и в бухте Марии Прончищевой сходная (табл. 1), хотя разница в среднеиюльской температуре воздуха составляет 6°. В то же время в подзоне арктических тундр контрастность между зональными и интразональными группировками по глубине сезонного протаивания нивелируется (в противоположность подзоне типичных тундр).

ТАБЛИЦА 1

Глубина оттаивания мерзлого грунта (см) в двух районах Таймыра

Элементы ландшафта	Подзона типичных тундр (пос. Тарей), среднеиюльская температура 40° (1967—1969 гг.)	Подзона арктических тундр (бухта Марии Прончищевой), среднеиюльская температура 4° (1973 г.)
Плакорные тундры со сплошным растительным покровом	48	—
Полигонально-пятнистые тундры:		
Оголенные грунты	65	54
Участки с моховым покровом	44	50
Болота	48	53
Луговины на южных склонах	135	62

* Необходимо учитывать, что в бухте Марии Прончищевой полигонально-пятнистые тундры — зональный вариант сообществ и их показатели надо сравнивать с плакорными тундрами со сплошным покровом в пос. Тарей.

Систематический состав сообществ

Как видно из приведенной выше характеристики климата, в арктических тундрах организмы находятся в условиях, близких к пределам, в которых возможно завершение жизненных циклов. Здесь нет еще той крайней степени суровости условий, которая свойственна полярным пустыням, где обеднение систематического состава достигает максимума и где остаются лишь единичные представители немногих крупных таксонов. Но все же и в подзоне арктических тундр сокращение числа видов наблюдается почти во всех крупных группах животного и растительного мира. Если для состава флоры (здесь речь идет о цветковых растениях) и фауны полярных пустынь наиболее характерно выпадение крупных таксонов, то подзоне арктических тундр более свойственно сильное обеднение этих таксонов видами (табл. 2 и 3).

ТАБЛИЦА 2

Богатство видами основных
семейств цветковых растений
в подзонах типичных и арктических тундр
Таймыра

Семейство	Подзона типичных тундр (пос. Тарей)	Подзона арктических тундр (бухта Марии Прон- чищевой)
	число видов	
<i>Gramineae</i>	28	15
<i>Cyperaceae</i>	21	5
<i>Juncaceae</i>	8	3
<i>Salicaceae</i>	7	2
<i>Betulaceae</i>	1	—
<i>Polygonaceae</i>	7	2
<i>Caryophyllaceae</i>	19	9
<i>Ranunculaceae</i>	14	7
<i>Papaveraceae</i>	3	4
<i>Cruciferae</i>	23	18
<i>Saxifragaceae</i>	13	14
<i>Rosaceae</i>	8	3
<i>Leguminosae</i>	8	2
<i>Ericaceae</i>	3	—
<i>Vacciniaceae</i>	2	—
<i>Boraginaceae</i>	2	2
<i>Scrophularia- ceae</i>	9	4
<i>Compositae</i>	18	4

ТАБЛИЦА 3

Богатство видами некоторых групп
беспозвоночных в подзонах типичных
и арктических тундр Таймыра

Группа животных	Подзона типичных тундр (пос. Тарей)	Подзона арктических тундр (бухта Марии Прон- чищевой)
	число видов	
Дождевые черви	1	1
Пауки	6	1
Панцирные клещи	33	9
Ногохвостки	62	26
Клопы	4	1
Жужелицы	12	3
Листоеды	6	3
Долгоносики	5	0
Дневные ба- бочки	9	2
Ночные ба- бочки	20	5
Пилильщики	10	2
Шмели	4	2
Комары-дол- гоножки	12	6
Грибные ко- мары	11	6
Толкуны	13	1
Журчалки	7	1
Синие мясные мухи	4	1

В бухте Марии Прончищевой за два полевых сезона изучена конкретная флора цветковых, насчитывающая 96 видов, принадлежащих к 17 семействам и 47 родам (табл. 2). Пять ведущих семейств — *Cruciferae* (18), *Gramineae* (15), *Saxifragaceae* (14), *Caryophyllaceae* (9), *Ranunculaceae* (7) — включают 66% видов местной флоры. Флористическое обеднение по сравнению с подзоной типичных тундр очень резкое: видовой состав уменьшается более чем вдвое (в Тарее на такой же территории отмечено 217 видов — Полозова, Тихомиров, 1971). Обеднение происходит отчасти за счет выпадения ряда семейств, которые уже южнее представлены единичными видами (табл. 2), но в гораздо большей степени вследствие обеднения многовидовых таксонов, таких как: *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Cruciferae*, *Rosaceae*, *Leguminosae*, *Scrophulariaceae*, *Compositae*. Исключение составляет лишь сем. *Saxifragaceae*, в котором число видов остается почти таким же. Сов-

сем исчезают представители семейств, которые южнее играют более или менее заметную роль в сложении покрова: *Equisetaceae*, *Betulaceae*, *Eri-caceae*, *Vacciniaceae*.

Наряду с выпадением целого ряда таксонов отмечены и исчезновение или снижение роли и уменьшение числа представителей некоторых жизненных форм; это отражается в структуре растительного покрова. Важнейшим является отсутствие кустарников, что приводит к изменению вертикальной структуры сообществ — выпадает верхний ярус. Кустарнички представлены всего лишь тремя видами: *Salix polaris*, *S. arctica*² и *Dryas punctata*. *S. polaris* — один из активных видов, доминант в подавляющем числе сообществ на водоразделах; два последних вида встречаются редко, в дренированных местообитаниях или на выходах щебня. Все три вида — представители шпалерных стелющихся форм. На водоразделах в зональных сообществах преобладают травянистые растения, но в отличие от подзоны типичных тундр на Таймыре, для которой характерно господство осок и пушиц, здесь на первое место выходят ожики (*Luzula confusa*), злаки (*Alopecurus alpinus*, *Poa arctica*, *Arctagrostis latifolia*) и разнотравье (виды *Saxifraga*, *Papaver*, *Draba*).³ Роль цветковых в сложении растительного покрова, несмотря на столь северное положение, остается значительной (наравне с мхами). При общем обеднении флоры имеется группа растений, которая достигает оптимума своего экологического и ценотического развития именно в подзоне арктических тундр.

Несколько иные закономерности в составе и распределении отмечены для мхов и лишайников.

Виды мхов — основные доминанты зональных сообществ подзоны типичных тундр — и здесь сохраняют свои позиции. Это — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*. Они формируют мощную дернину толщиной 5—10 см, хотя и не образуют сплошного покрова.

Крайне редки сфагновые мхи, зарегистрировано всего 2 вида — *Sphagnum aongstroemii* и *S. fimbriatum*; последний образует одиночные кочки и подушки диаметром от 10 см до 1—1.5 м. Снижается участие видов рода *Dicranum*. Напротив, одним из распространенных видов на водоразделах становится *Drepanocladus uncinatus*, который в подзоне типичных тундр Таймыра обычно приурочен к интразональным биотопам. Сохраняют активность *Ditrichum flexicaule*, *Polytrichum alpinum*, *Distichium capillaceum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Cirriphyllum cirrosum*: все эти виды встречаются часто, но в небольшом обилии. На пятнах голого грунта в полигонально-пятнистых тундрах обычен *Trichostomum cuspidatissimum*; в Тарее он отмечен как очень редкий и приурочен лишь к карбонатным выходам сопочной гряды Даксатас (Благодатских, 1973). Не наблюдается изменений в форме роста мхов, что было обнаружено нами севернее на мысе Челюскин (Матвеева, Чернов, 1976), где многие виды образуют полусферические подушки. Уменьшается роль печеночных мхов в покрове. Так, *Ptilidium ciliare* уже не входит в состав доминантов, хотя встречается еще довольно часто, но всегда в виде незначительных примесей. В настоящее время известно 26 видов печеночных мхов в этом районе (Жукова, 1974). Из них лишь *Gymnomitrium corallioides* бывает обилен, выступая в качестве пионера зарастания различных грунтов — от мокрых суглинков до щебнистых выходов коренных пород.

Общее число видов напочвенных лишайников того же порядка, что и в Тарее (Пийн, Трасс, 1971), или даже немного выше (около 170).

² *Salix arctica*, по данным Т. Г. Полозовой, — шпалерный стержнекорневой кустарничек.

³ Поскольку все сравнения проводятся между районами западного (пос. Тарей) и восточного (бухта Марии Прончищевой) Таймыра, мы допускаем, что некоторые особенности флористического состава могут быть обусловлены не только зональным положением, но в какой-то степени и провинциальными различиями.

В распределении лишайников отмечены несколько более заметные изменения по сравнению с подзоной типичных тундр. Хотя в целом их обилие в зональных сообществах меняется мало (проективное покрытие 1—5, редко 10%), хорошо заметно, что количественные соотношения видов иные. Так, поразительно мало участие лишайников из рода *Cladonia* и не столько по числу видов, сколько по встречаемости и обилию. Напротив, возрастает обилие *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *Parmelia omphalodes*, *Peltigera aphthosa*, *P. rufescens*. Особо следует подчеркнуть увеличение роли накипных лишайников *Ochrolechia gyalectina*, *O. frigida*, *Pertusaria bryonantha*, *P. panyrga*, *Rinodina roscida*, *R. turfacea*, *Lopadium pezizoideum*, *Psoroma hypnorum*, *Pannaria pezizoides*, *Pachyospora verrucosa*. Это, по-видимому, связано с возрастанием площади голых грунтов на водоразделах, к которым они приурочены. Но в целом лишайники сохраняют свое положение как примесь в растительном покрове и далеко уступают мхам и цветковым. В зональных сообществах они никогда не выступают в роли доминантов и лишь на щебнистых выходах коренных пород преобладают по покрытию (в основном эпилитные виды).

Таксономический и экологический состав животного мира в исследованном районе также сильно обеднен. Богатство большинства групп беспозвоночных таксонами уменьшается здесь в 2—5 раз по сравнению с подзоной типичных тундр (табл. 3). Полностью отсутствуют многие крупные группы (отряды или семейства), которые в подзоне типичных тундр были представлены единичными видами. Таковы многоножки, листоблошки, цикадовые, трипсы, долгоносики и т. д. Характерно почти полное отсутствие насекомых с неполным метаморфозом, что, бесспорно, связано с крайне суровыми температурными условиями.⁴

Сильно обеднена вся фауна хелицеровых — пауков и клещей. Среди последних особенно мало нехищных групп. Так, из панцирных клещей мы встретили всего 9 видов. Совсем отсутствуют типичные растительноядные клещи. Вместе с тем хищные группы, такие как Gamasoidea и Bdellidae, здесь довольно обычны.

Характерная особенность фаунистического и отчасти флористического состава местных сообществ — это единичное представительство многих групп, играющих тем не менее существенную ценотическую роль. В растительном мире примером могут служить упоминавшийся выше один из двух представителей кустарничковых ив *Salix polaris*, а также *Luzula confusa* (один из трех представителей сем. *Juncaceae*), которые доминируют в зональных сообществах. В животном населении многие важнейшие группы представлены чаще всего одним или двумя видами, массовыми в ландшафтах района в целом или в зональных сообществах. Так, в зональных тундрах пауков представляет один вид *Erigone sibirica*, стафилинид — *Tachinus arcticus* (в этом районе всего 2 вида), типулид — в основном *Tipula carinifrons* и в меньшей степени *T. glaucocinerea* (всего около 5 видов), листоедов — *Chrysolina septentrionalis* и *Ch. subsulcata*, мух-толкунчиков — *Rhamphomyia brucewitszi*, комаров-мицетофилид — *Boletina birulai* (всего 4—6 видов).

Все эти группы в подзоне типичных тундр представлены большим числом видов, входящих в разнообразные ценозы и проявляющих весьма четкую биотопическую приуроченность. Здесь же названные виды выступают как доминанты и в то же время как единственные представители тех или иных адаптивных типов, выполняющих существенную роль в сообществах. Таким образом, видовая структура биоценозов предельно проста: все разнообразие обусловлено разными соотношениями одних

⁴ Яйца насекомых с неполным метаморфозом довольно богаты желтком и требуют для своего развития относительно много тепла. Следовательно, энергетически этот тип метаморфоза менее экономичен, чем развитие насекомых с полным превращением. Ценотическая роль групп с неполным превращением мала на всей территории тундровой зоны, но все же в двух южных подзонах обитает значительное число видов такого рода. Очевидно, северным пределом распространения насекомых с неполным метаморфозом являются территории со среднеиюльской температурой 5°.

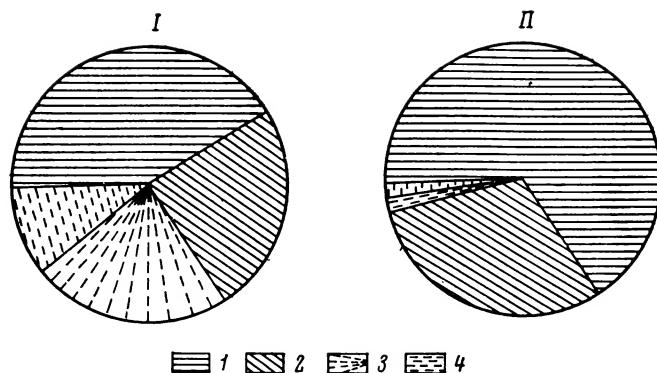


Рис. 2. Соотношение элементов различного происхождения во флоре цветковых растений.

I — пос. Тарей, подзона типичных тундр, II — бухта Марии Прончищевой, подзона арктических тундр; 1 — арктические виды, 2 — аркто-альпийские, 3 — гипоарктические, 4 — бореальные.

и тех же видов, хорошо очерченные биотопические комплексы отсутствуют, возрастает политопность видов.

Как уже было показано, таксономическое обеднение охватывает почти все крупные группы животных и растений. Но при этом некоторые группы, несмотря на уменьшение числа видов, сохраняют или усиливают свое ценоотическое значение по сравнению с более южными подзонами тундровой зоны. Из растений — это прежде всего упоминавшаяся выше *Salix polaris*, а также злаки, ожики, камнеломки, маки. Среди животных в основных зональных сообществах явно возрастает роль некоторых насекомых — ногохвосток, комаров-долгоножек, а из птиц — куликов и чаек (т. е. всего отряда ржанкообразных); так, мы обнаружили здесь за один сезон 26 видов коллембол (по 10—15 видов в каждом элементе нано- или микрорельефа); это лишь в 2 раза меньше того количества их видов (62), которое было зарегистрировано в окрестностях Тареи за несколько лет работ при значительно большем объеме проб (Ананьева, 1973). При этом оказалось, что суммарная плотность коллембол в основных элементах сообществ подзоны арктических тундр (порядка 20—70 тыс. экз./м) примерно того же уровня или несколько больше, чем в подзоне типичных тундр (где она не превышает 45 тыс.). Общее количество видов птиц отряда ржанкообразных в данном районе примерно в 2 раза меньше, чем отмечено в Тарее (соответственно 15 и 26). Однако в окрестностях Тареи около половины обнаруженных птиц этого отряда — малочисленные или случайные виды (встреченные единичными экземплярами), проникающие с юга или с севера. В бухте Марии Прончищевой все 15 видов — обычные и даже массовые обитатели зональных биотопов. Особенно многочисленны такие характерные для подзоны птицы, как краснозобик *Calidris testacea*, тулес *Squatarola squatarola*, песчанка *Calidris alba*, исландский песочник *C. canutus*, плосконосый плавунчик *Phalaropus fulicarius*.

Главная и характернейшая черта флоры и фауны исследованного района — чрезвычайно высокий удельный вес собственно арктического элемента — видов, имеющих строго полярное, часто циркумполярное, а также полярно-альпийское распространение. Более того, основу флоры и фауны района составляют виды, не только распространенные в пределах всей тундровой зоны, но, что еще важнее, в высшей степени характерные именно для данной подзоны. Это относится как ко всему набору видов, так и к основным доминантам. Иными словами, видовой состав сообществ данной подзоны чрезвычайно специфичен. Это особенно бросается в глаза при сравнении этой подзоны с подзонами типичных и южных тундр, где во многих группах организмов отчетливо выражено значительное участие (по числу видов) нехарактерных для тундровой зоны форм; последние

проникают в нее с юга, из районов с более богатым и разнообразным органическим миром (рис. 2). На фоне относительной бедности собственно арктической флоры и фауны проникновение более южных флористических и фаунистических элементов создает заметную прибавку. В подзоне арктических тундр специфика среды и суровые условия ограничивают возможность существования видов, не имеющих специальных приспособлений к этим условиям. Здесь могут обитать в основном специализированные арктические формы и немногие полизональные виды; среди них есть как типичные убиквисты (например, из животных — горностаи *Mustela erminea*, а из растений — *Polygonum viviparum*), так и обитатели локальных биотопов интразонального характера. Примерами последних могут быть белая трясогузка *Motacilla alba* и каменка *Oenanthe oenanthe*, связанные с побережьями, выходами пород, обрывами и т. д., а из растений — *Puccinella phryganodes* в приморских лагунах и *Cardamine pratensis* по днищам долин ручьев.

Одна из главных особенностей флоры и фауны данного района — почти полное отсутствие гипоарктов (термин Юрцева, 1966); из растений здесь нет *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola grandiflora*, *Betula nana*, *Salix pulchra*, *Rubus chamaemorus*; из птиц отсутствуют гаршнеп *Lymnocyrtus minima*, щегол *Tringa erythropus*, малый веретенник *Limosa lapponica*, овсянка-крошка *Emberiza pusilla*; из грызунов — полевка Миддендорфа *Microtus middendorffii*. Мала роль гемиярктов (термин Чернова, 1976), т. е. типичных тундровых видов, характерных для подзоны типичных тундр; из животных — это кулик-воробей *Calidris minuta*, чернозобик *C. alpina*, мухи-журчалки *Conosyrphus tolli*, *Syrphus tarsatus*, бабочка *Erebia fasciata*; из растений — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. stans*, *Arctophila fulva*, *Dryas punctata*.

Таким образом, в данной подзоне Таймыра в наиболее полном виде представлен собственно арктический элемент — эваркты (в смысле Чернова, 1976) флоры и фауны. Естественно, что удельный вес собственно арктического элемента неодинаков в разных таксонах и может зависеть, в частности, от их филогенетического уровня. Например, во флоре цветковых эварктических элементов значительно больше, чем среди мхов и лишайников, для которых вообще характерно отсутствие четкой локализации в их распространении. Аналогичны соотношения между разными группами животных. Так, среди высших насекомых в арктических тундрах обитают почти одни представители арктической фауны. Мы здесь не встретили ни одного широкораспространенного вида жуков и семейств двукрылых, данные по которым обработаны (Muscidae, Cordyburidae, Empididae, Syrphidae и др.). Вместе с тем около трети видов коллембол (примерно 9 из 30) — полизональные виды. Эти соотношения сильно зависят от специфики среды обитания и от размеров организмов. Для почвенных форм больше характерна полизональность, что обусловлено сглаживающим влиянием почвы как среды обитания и мелкими размерами многих ее обитателей (коллемболы, клещи, нематоды). У мелких форм больше возможностей находить подходящие сочетания элементов среды в различных климатических условиях, так как их популяционное распределение связано с более мелкими элементами рельефа и субстрата. Вследствие этого в их распределении сильнее проявляется закон выравнивания среды (Чернов, 1975).

Приспособительные особенности и экологические группы

Как видно из приведенных нами кратких данных о таксономическом составе, органический мир в подзоне арктических тундр, несмотря на сильное обеднение по сравнению с более южными подзонами, все же довольно разнообразен для формирования насыщенных и относительно полночленных сообществ. Но бесспорно, что условия обитания организмов столь суровы и специфичны, что резко ограничивают состав адаптивных типов и определяют глубокую специализацию видов, выработку

строго определенных приспособлений, необходимых именно в данной климатической обстановке.

Из морфологических адаптаций цветковых растений наиболее заметны изменения формы роста целого ряда видов, в частности усиление дернистости и формирование многостебельных куртин, подушек, шпалер (рис. 3). Это явление обычно отмечается для растений тундровой зоны в целом (Тихомиров, 1963; Savile, 1972), но наиболее характерно оно для подзоны арктических тундр. Самые крупные и плотные подушки образует *Novosieversia glacialis* — мы находили экземпляры с диаметром 60—80 см. Более мелкие и рыхлые подушки диаметром 7—12 см образуют *Saxifraga caespitosa*, *S. cernua*, *S. hirculus*, *S. serpyllifolia*, *Myosotis asiatica*, *Eritrichium villosum*, *Cerastium byalinickii*. Плотную шпалеру в поперечнике 30—40 см формирует *Minuartia macrocarpa*.

Это явление особенно интересно потому, что все перечисленные виды в более южных районах тундровой зоны растут в виде малостебельных особей. Здесь же у них увеличивается число не только вегетативных, но и генеративных побегов и в целом биомасса одной особи возрастает. В то же время высота побегов несколько уменьшается, особенно заметна укороченность цветоносов во время цветения у *Gastrolychnis affinis*, *G. apetala*, *Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*, *Potentilla emarginata*, *Myosotis asiatica*.

В ценотическом плане, а также для общего круговорота веществ изменение в форме роста у одних и тех же видов представляется более существенным, чем появление новых видов сходной биоморфы. Воздействие на среду и на живые компоненты биоценозов таких плотных дернистых многостебельных особей коренным образом отличается от воздействия рыхлодернистых малостебельных. Как уже отмечалось выше, под такими особями образуется торфянистый горизонт и повышается содержание мелкозема, что положительно сказывается на составе и массе почвенных беспозвоночных и микроорганизмов. Растения, образующие такие плотные дерновины, являясь настоящими эдификаторами, т. е. значительно изменяют среду, хотя и локально.

В составе морфоадаптивных типов животного населения, особенно беспозвоночных, прежде всего отражается ярусно-синусиальная структура растительного покрова. Вследствие общей редукции ярусов, в том числе травянистого, в арктических тундрах почти полностью исчезает комплекс хортобионтов. На травянистых растениях здесь встречаются разнообразные двукрылые, клещи, коллемболы, но хортобионты — специализированные обитатели травяного яруса — цикадки, клопы-слепянки, ногохвостки-сминтуриды и энтомобрииды, которые еще обычны в подзоне типичных тундр (Чернов, 1973), здесь отсутствуют. Комплекс облигатных обитателей глубоких слоев почвы и ризофагов, довольно обедненный уже в типичных тундрах, здесь совершенно не представлен. Например, нет долгоносиков, еще характерных для некоторых биотопов подзоны типичных тундр. В этом плане показательно изменение роли основной группы почвенных ногохвосток Onychiuridae: в типичных тундрах Таймыра они составляют около половины суммарной численности данной группы, а в арктических тундрах на их долю приходится примерно пятая часть.

Наиболее характерный элемент среди беспозвоночных — комплекс форм, адаптированных к обитанию на поверхности грунта и в самом поверхностном слое трещиноватой, покрытой пористой коркой почвы. Это прежде всего свойственно мелким членистоногим — клещам и коллемболам, среди которых резко доминируют поверхностно-кортицикоидные жизненные формы. Из обнаруженных в данном районе 9 видов орибатид 7 — типичные поверхностные формы с прочными панцирями. Особенно характерны арктические виды *Hermannia gigantea*, *Melanozetes orientalis*, *Diapterobates variabilis*, *D. notatus*. Лишь 1 вид — полизонный *Liochthonius sellnicki* — мелкий обитатель почвенных скважин. (Эта группа в южных ландшафтах представлена десятками видов и со-



Рис. 3. Формирование многостебельных особей.
a — *Saxifraga hirculus*, *б* — *S. serpyllifolia*,



6 — *S. caespitosa*, 2 — *Minuartia macrocarpa*.

ставляет там до 60% суммарной численности). Среди коллембол также доминируют специализированные обитатели поверхности почв, как типично эпиэдафические, сильно пигментированные формы (виды *Hypogastrura*, *Isotoma*, *Vertagopus*), так и представители «полупочвенного» комплекса (самого поверхностного рыхлого и пористого гумусированного слоя почвы) — несколько массовых видов *Folsomia*, в особенности арктические *F. taimyrica*, *F. regularis*. Эти сравнительно мелкие и слабо пигментированные животные поселяются непосредственно под корочками накипных лишайников и под дерниной мхов. Здесь мы сталкиваемся с таким же явлением, как у растений: формирование плотных дерновин, шпалер — тоже проявление «прижатости» к поверхности почвы. Очень характерна в этом отношении форма существования *Salix polaris*: и стебли, и корневища, и корни погружены в моховую дернину, и даже листья почти не приподнимаются над ее поверхностью.

Для высших крылатых насекомых арктических тундр типично ухудшение летных качеств, ослабление летательного аппарата, укорочение крыльев или почти полная их редукция. При этом они хорошо приспособлены к передвижению по поверхности грунта, активно ползают — быстро и на большие расстояния. Некоторые двукрылые помогают себе при этом крыльями, используя их как парус. Это характерно для грибных комаров, например *Boletina birulai*. Сильно редуцированы крылья у самок основного доминанта мезофауны зональных сообществ — комара-долгоножки *Tipula carinifrons*.

Много своеобразного и в составе трофических групп животных в подзоне арктических тундр. Характерная черта — сильное обеднение комплекса фитофагов (в подзоне типичных тундр все основные группы растительноядных животных представлены довольно хорошо). Почти отсутствуют специализированные ризофаги, южнее представленные долгоносиками, гусеницами бабочек и личинками двукрылых. Комплекс карпофагов ограничивается несколькими видами двукрылых, связанными с мытниками (*Pedicularis sudetica*, *P. hirsuta*) и бобовыми (*Astragalus umbellatus*, *Oxytropis nigrescens*). Очень мало антофилов: из шмелей отмечены лишь 2 вида (*Bombus hyperboreus*, *B. pyrrhopygus*), оба довольно малочисленны. Из сирфид всего один вид — *Platychiurus* sp., преимущественно связанный с *Novosieversia glacialis*. На цветках в заметных количествах встречаются только виды настоящих мух (преимущественно *Coenosia*), а также 1 вид толкунчиков *Rhamphomyia*. Филлофаги представлены двумя видами листоедов (*Chrysolina septentrionalis*, *Ch. subsulcata*) и несколькими видами гусениц бабочек (пядениц, совок). Основу зоомассы образуют сапрофаги, микрофитофаги и микофаги, а также сапрофильные формы со смешанным питанием. К типичным сапрофитам следует отнести дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* и личинок комаров-долгоножек *Tipula carinifrons* и *T. glaucocinerea*, достигающих огромной плотности в полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах. К микрофитофагам и микофагам относится большинство ногохвосток. К группе со смешанным питанием, способную как к сапрофагии, так и к микрофитофагии, относятся энхитреиды, представленные мезофильными и водными формами.

Для многих групп наземных животных наряду с уменьшением доли фитофагов характерно сохранение или даже повышение доли хищников. Это видно на примере таких различных групп, как клопы, клещи и птицы. Из всего огромного отряда клопов до арктических тундр доходят только 2 вида рода *Chiloxanthus* — типичные прибрежные хищники. Среди клещей исчезают почти все группы растительноядных форм; отсутствуют, например, *Bryobiidae* (в типичных тундрах в массе встречается *Bryobia alpina*), зато многочисленны хищные формы *Bdellidae*, а также *Laelapidae* и *Ereynetidae*. Из орнитофауны полностью исчезают растительноядные формы воробьиных. Большинство самых массовых видов (исключая тундровую куропатку и малочисленных гусей) — типичные животновядные формы: гагары, чайки, кулики, нырковые утки и др.

Эти особенности животного мира высоких широт можно связать с основной адаптивной проблемой в столь крайних условиях, а именно с проблемой энергетической обеспеченности. В данной подзоне, где жизнедеятельность в течение короткого полярного лета протекает при температуре, близкой к 5°, облигатная фитофагия возможна лишь для немногих видов со специальными приспособлениями, позволяющими обеспечивать их энергетический баланс. Один из путей такой адаптации — снижение интенсивности роста, замедление развития, которое иногда продолжается несколько летних сезонов; это свойственно некоторым растительным арктическим формам (Чернов, 1974, 1975). Другой путь — питание более высококалорийной пищей, что улучшает обеспеченность энергией.

Ландшафтное распределение видов

По мере продвижения на север от таежных и лесотундровых районов повсеместно наблюдается проникновение в тундровую зону животных и растений, южнее характерных для плакоров; они распространяются по локальным местообитаниям, чаще всего по склонам южной экспозиции, долинам рек (по которым, например, в тундру проникает древесная и кустарниковая растительность). К северу от гипоарктических районов наиболее заметен процесс обеднения плакорных сообществ, но отмечается также проникновение по локальным местообитаниям видов, свойственных более южным флорам и фаунам. В подзонах южных и типичных тундр бореальные и гипоарктические элементы в совокупности составляют значительную часть местной флоры. Однако в подзоне арктических тундр все эти элементы почти полностью отсутствуют, и арктическая флора и фауна предстают в более или менее чистом виде. В этих условиях становится заметнее противоположный процесс, а именно — выход видов, южнее распространенных локально и приуроченных к весьма разнообразным интразональным биотопам, в зональные сообщества на плакоры (это виды, наиболее характерны для данной подзоны, и, видимо, правильнее было бы говорить, что они проникают отсюда в более южные районы по локальным местообитаниям).

Рассмотрим на нескольких примерах изменения в биотопическом распределении различных видов в сравнении с подзоной типичных тундр. Флористический состав зональных сообществ в исследуемом районе меняется по сравнению с подзоной типичных тундр не только вследствие общего обеднения флоры, но также и в результате массового выхода на плакоры многих видов, обитающих южнее в интразональных местообитаниях.

Прослеживается несколько путей биотопического перераспределения.

Один из них укладывается в правило предварения Алехина: виды, связанные в южносубарктических районах с холодными, например нивальными местообитаниями, в данной подзоне выходят на плакоры. При этом у одних видов этой группы не происходит расширения их фитоценотического диапазона, т. е. они, например *Salix polaris*, способны формировать сообщества как на юге тундровой зоны в интразональных местообитаниях, так и на севере в зональных. В подзоне южных тундр на Таймыре (пос. Кресты) эта ива — типичный обитатель нивальных группировок северных склонов, в подзоне типичных тундр (пос. Тарей) она уже повсеместно встречается в моховых тундрах на водоразделах, а в подзоне арктических тундр (бухта Марии Прончищевой) — один из доминантов в зональных сообществах, где этот вид замещает *Dryas punctata*. Из животных наиболее яркие примеры — листоед *Chrysolina septentrionalis*, паук *Erigone sibirica*, жук-стафилин *Tachinus apteris* — виды, обычные в подзоне типичных тундр, но обитающие преимущественно в нивальных группировках и очень малочисленные в моховых тундрах; в бухте Марии Прончищевой — это массовые виды на плакорах. У других видов расширяется их фитоценотический диапазон: южнее в интра-

зональных условиях они встречаются единично, а на водоразделах в подзоне арктических тундр переходят в разряд массовых. Такой характер распределения у одного из самых массовых видов куликов в исследованном районе — кулика-краснозобика *Calidrus testacea*. В подзоне типичных тундр — это вид локальных биотопов, связанный в основном с заболоченными группировками, хотя в общем он сухолюбив. Из растений — это прежде всего *Alopecurus alpinus*, который в более южных районах тундровой зоны приурочен к северным склонам, к участкам с подтоком холодных вод, к ложбинам с долгим лежанием снега, с поздно и неглубоко оттаивающей мерзлотой. В бухте Марии Прончищевой этот вид одинаково активен в полигонально-пятнистых тундрах на водоразделах, в термокарстовых мочажинах с водой, на вершинах байджарахов и в ложбинах между ними. В нарушенных местообитаниях на оползнях формируются заросли *A. alpinus*, напоминающие посевы. Все перечисленные виды, вероятно, хорошо адаптированы к холодным местообитаниям и укороченному вегетационному периоду.

У некоторых видов биотопические приспособления в общем соответствуют закону выравнивания среды (Чернов, 1975); при переходе их в новые местообитания происходит фактически не смена условий их существования, а скорее сохранение условий, удовлетворяющих их потребности. Именно этим, вероятно, можно объяснить массовый выход на водоразделы большой группы злаков и разнотравья: *Arctagrostis latifolia*, *Deschampsia borealis*, *Poa alpigena*, *Cerastium byalinickii*, *Minuartia macrocarpa*, *Papaver pulvinatum*, *P. polare*, *Draba subcapitata*, *Saxifraga hirculus*, *S. caespitosa*, *S. serpyllifolia*, *S. platysepala*, *Myosotis asiatica*, *Eritrichium villosum*. В более южных районах тундровой зоны эти виды произрастают в различных условиях, но чаще предпочитают обнаженный субстрат без мохового покрова. Поэтому их процветанию на водоразделах в подзоне арктических тундр Таймыра, кроме обеднения флоры и выпадения ряда видов (доминировавших в зональных сообществах в подзоне типичных тундр) и освобождения вследствие этого экологических ниш, способствует широкое распространение голых грунтов на водоразделах. То же самое отмечалось выше для группы накипных лишайников.

В ряде случаев происходит расширение фитоценотического диапазона при сохранении биотопической приуроченности; виды на протяжении всей зоны встречаются в зональных сообществах на плакорах, но именно в арктических тундрах их обилие резко возрастает. Примером этого могут служить комар-долгоножка *Tipula carinifrons* и дождевой червь *Eisenia nordenskioldi*, а из растений *Luzula confusa*, которая в зональных сообществах замещает *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* — один из ведущих доминантов в растительном покрове Таймыра двух южных подзон (в данном районе эта осока исчезает с плакоров, уходя в интразональные местообитания: ложбины стока по склонам ручьев).

Массовый выход на плакоры или усиление активности многих видов можно объяснить следующими причинами: обеднение таксономического состава, освобождение экологических ниш, уменьшение конкуренции; увеличение разнообразия среды на плакорах (трещиноватость, кочковатость, частое чередование голых грунтов и растительной дернины), а также относительное (по сравнению с другими местообитаниями) улучшение теплового режима; для животных фитофагов особое значение имеет также достаточное обилие цветковых, в частности злаков и разнотравья, и их доступность из-за отсутствия сплошного мохового покрова.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 51, 1. — Ананьева С. И. (1973). Ногохвостки (Collembola) Западного Таймыра. В кн.: Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность, 2. — Андреев В. Н. (1938). Обследование тундровых оленьих пастбищ с помощью самолета. Тр. Инст. полярн. земледелия, сер. Оленеводство, 1. — Благодат-

ских Л. С. (1973). Листостебельные мхи района Таймырского стационара (Западный Таймыр). В кн.: Биогеноценозы таймырской тундры и их продуктивность, 2.— Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР.— Жукова А. Л. (1974). Печеночные мхи (*Hepaticae*) из бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр). Нов. сист. низш. раст., 11.— Матвеева Н. В. (1971). Динамика оттаивания мерзлоты в тундрах Западного Таймыра. В кн.: Биогеноценозы таймырской тундры и их продуктивность.— Матвеева Н. В., Ю. И. Чернов. (1976). Полярные пустыни полуострова Таймыр. Бот. ж., 61, 3.— Пийн Т. Х., Х. Х. Трасс. (1971). Напочвенные лишайники окрестностей Тарей (Западный Таймыр). В кн.: Биогеноценозы таймырской тундры и их продуктивность.— Полозова Т. Г., Б. А. Тихомиров. (1971). Сосудистые растения района Таймырского стационара (правобережье Пясины близ устья Тарей, Западный Таймыр). В кн.: Биогеноценозы таймырской тундры и их продуктивность.— Романова Е. Н. (1971). Микроклимат тундр в районе Таймырского стационара. В кн.: Биогеноценозы таймырской тундры и их продуктивность.— Самбук В. Ф., А. А. Дедов. (1934). Подзоны припечорских тундр. Тр. БИН АН СССР, сер. Геоботаника, III, 1.— Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики.— Уошберн А. Л. (1958). Классификация структурных грунтов и обзор теорий их происхождения. В кн.: Мерзлые горные породы Аляски и Канады. (Пер. с англ.).— Чернов Ю. И. (1973). Геоэкологическая характеристика территории Таймырского биогеноценологического стационара. В кн.: Биогеноценозы таймырской тундры и их продуктивность, 2.— Чернов Ю. И. (1974). Некоторые закономерности приспособлений наземных животных к ландшафтно-зональным условиям. Ж. общ. биол., 35, 6.— Чернов Ю. И. (1975). Природная зональность и животный мир суши.— Чернов Ю. И. (1976). Животный мир Субарктики и зональные факторы среды. Автореф. докт. дисс. М.— Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровские чтения, XIX.— Savile D. B. O. (1972). Arctic adaptations in plants. Monographs, 6. Research Branch, Canada Department of Agriculture, Ottawa.

Ботанический институт
имени В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград

Получено 15 I 1977.

и
Институт эволюционной морфологии
и экологии животных
имени А. Н. Северцова,
Москва.

S U M M A R Y

Arctic tundra subzone extends along the North and North-East coasts of Taimyr peninsula as a narrow strip. Its southern boundary corresponds to mean temperature of July from 4°C in the centre of the peninsula up to 5°C in the West and East. The noticeable decrease in species number (more than twice) both in fauna and in vascular plant flora in comparison with typical tundra subzone is due to the absence of certain taxons and, to a greater extent, to the considerable impoverishment of many large groups of animal and plant world. The characteristic feature of faunistic and floristic composition of local communities is that many groups are represented by single (sole) forms, which at the same time can play an essential role in ecosystems being very abundant and frequent. The main feature of flora and fauna is the high percentage of forms that are Arctic proper. There are few hypoarctic and hemiarctic species. Among the most evident morphological adaptations in vascular plants is the forming of cushions and dense mats. In animal populations the disappearance of hortobionts complex, of the inhabitants of deep soil layers as well as rhizophages has been observed. Most typical forms of invertebrates are those adapted to existence at the soil surface. The main change in trophic groups is the impoverishment of phytophage complex. The total zoomass consists mostly of saprophages, microphytophages and mycophages. The greater share of predators as compared with herbivorous should be noted. Many species of plants and animals that in typical tundra subzone are usually recorded at the intrazonal environments with conditions less favourable than at the interfluvies, come out into zonal communities at placors in the arctic tundra subzone, where they become abundant and frequent.

УДК 582.736 : 551.782.13 (479.25)

Е. Ф. Кутузкина, А. Л. Тахтаджян

НЕКОТОРЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ СЕМ. LEGUMINOSAE
В САРМАТЕ МАНГЮСА (АРМЯНСКАЯ ССР)E. F. KUTUZKINA, A. L. TAKHTAJAN. SOME FOSSIL SPECIES
OF LEGUMINOSAE FROM SARMATIAN DEPOSITS OF MANGUS (ARMENIA)

Описано несколько представителей сем. *Leguminosae*, обнаруженных в верхне-сарматских отложениях Мангюса (Армянская ССР), которые относятся к 5 родам: *Podogonium*, *Gleditsia*, *Genista*, *Lespedeza* и *Colutea*. Описаны два новых вида: *Genista paleotinctoria* Kutuzk. et Takht. sp. nov. и *Lespedeza caucasica* Kutuzk. et Takht. sp. nov. Представители рода *Lespedeza* в ископаемом состоянии встречены на территории СССР впервые. Род *Genista* был известен до сих пор лишь по единственной находке плода.

Обилие и разнообразие остатков бобовых является одной из характерных черт флоры Мангюса (Армянская ССР). Местонахождение этой флоры подробно освещено в статье А. Л. Тахтаджяна и Е. Ф. Кутузкиной (1969). Здесь встречены представители двух семейств: *Caesalpiniaceae* и *Fabaceae*: *Podogonium knorrii* Heer, *Gleditsia allemanica* Heer, *Lespedeza caucasica* Kutuzk. et Takht. sp. nov., *Genista paleotinctoria* Kutuzk. et Takht. sp. nov., *Colutea* sp., *Leguminosites* sp. Виды *Gleditsia*, *Lespedeza* и *Genista* представлены довольно обильно (около 10 отпечатков и больше), *Colutea* sp. встречен единично. Что касается *Podogonium knorrii*, то почти нет образцов, где бы отсутствовали отпечатки листочков, листьев (или их частей) этого растения, причем это отпечатки узких небольших листочков.

Заслуживают внимания находки видов *Lespedeza* и *Genista*, впервые встреченных на территории СССР.

Флора Мангюса чрезвычайно мелколистная, даже по сравнению с одновозрастной и мелколистной флорой Армавира (Кутузкина, 1964). Мелколистность ее, вероятно, определяется климатическими условиями, сходными с таковыми наиболее засушливых областей Средиземноморской области. Современные виды, близкие к описанным ископаемым растениям или по крайней мере большинство их, приурочены к сухим склонам, покрытым маквисом и кустарниковыми зарослями различного типа.

Описанный материал хранится в лаборатории палеоботаники БИНа АН СССР.

ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Podogonium knorrii Heer

Табл. I, 1—18; табл. IV, 1—5 (см. вклейки)

Исследованные образцы. Колл. 975, обр. 19 (плод), 50, 52, 54, 55, 59, 60, 78, 89, 110, 111, 118 (плод), 130, 135, 136, 138—140, 142, 143 (плод), 147 (плод), 165, 167, 179, 181, 185, 190, 202, 234, 234а, 238, 247, 311, 314, 329, 330, 340, 346; колл. 976, обр. 4, 16, 18, 21, 24 (плод), 33, 35, 36, 43, 63, 69, 74, 83, 87, 91, 100, 101, 106, 110, 252; колл. 976а, обр. 17, 20, 22, 24, 25, 30, 36, 42, 50, 52, 55, 59, 66, 68, 69, 90, 93, 95, 97,

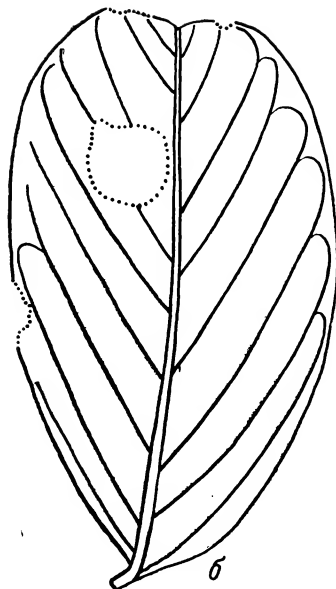
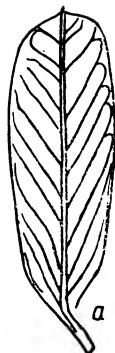
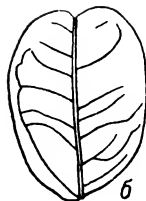


Рис. 1. *Podogonium knorrii* Heeg.

а — отпечаток асимметричного листочка удлинённо-ланцетной формы, колл. 976, обр. 33; б — отпечаток листочка эллиптической формы, колл. 976а, обр. 412.

Рис. 2. *Lespedeza caucasica* Kutuzk. et Takht.

а — голотип, отпечаток листочка линейной формы, колл. 976, обр. 124; б — отпечаток листочка продолговато-яйцевидной формы, колл. 975, обр. 18а.

100, 103, 104, 106—109, 112, 113, 120, 125, 127—130, 132, 134, 135, 141, 143, 144, 148, 150, 152—154, 158, 159, 161, 164, 166, 169—171, 174, 175, 177, 178, 185, 186, 193, 203, 205, 208, 215—217, 228, 230, 232, 233, 251, 256, 272—275, 294, 300, 302, 320, 325, 335, 341, 349, 351, 352, 354, 359, 382, 384, 402, 407, 409, 411—413, 415—417, 419—421, 425.

О п и с а н и е. В коллекции имеются в большом количестве отпечатки маленьких листочков. Почти на каждом образце встречаются отпечатки таких листочков или их частей, поэтому нами не приводятся все номера образцов с отпечатками листочков, а лишь более полные.

В единственном случае имеется отпечаток части листа с 3-мя парами листочков, а в двух других случаях — с 2-мя листочками. Форма листочков от линейной, удлинённой, продолговато-ланцетной, ланцетной до обратнояйцевидной и эллиптической. Верхушка у листочков заостренная, округлая с острием (шипиком) или выемчатая; основание — асимметричное, клиновидное или округло-клиновидное.

Жилкование в основном одинаковое — от довольно мощной средней жилки под углом 48—65° отходят многочисленные очередные извилистые вторичные жилки, соединяющиеся друг с другом неровными и различными по величине петлями (рис. 1). К более крупным петлям примыкают более мелкие. От основания листочка, с одной стороны его отходит базальная жилка, идущая вдоль края вверх — обычно несколько выше середины листа, где она соединяется петлями с одной из вторичных жилок. К ней по всей длине примыкают небольшие петельки, уменьшающиеся кверху. Между вторичными жилками заметны вставочные жилки. Третичная сеть жилок более или менее рыхлая и заметна лишь при увеличении.

Приводим данные измерений листочков *P. knorrii* (см. таблицу).

В коллекции сохранилось около 10 отпечатков плодов — односемянных бобов различной величины — от 1.1 до 2.5 см длины.

С р а в н е н и е. Все упомянутые листочки без сомнения относятся к ископаемому виду *Podogonium knorrii*, до сих пор не сближаемому ни с одним из современных представителей бобовых, так как указываемое Геером сходство его с родом *Tamarindus* наблюдается только по листочкам (и то лишь отчасти), а плоды у последнего совершенно другие.

Количественная характеристика листочков *Podogonium knorrii*

№ коллекции	№ образца	Длина листочка, см	Ширина листочка, см	Наиболее широкая часть листочка	Угол отхождения вторичных жилок, град.
976a	215	0.45	0.2	Верхняя	40
976a	300	1.3	0.3	Средняя	37
975	311	1.5	0.5	Нижняя	50—55
976	43	1.7	0.5	»	40
976	74	1.7	0.45	Средняя	55
976	21	2.1	0.4	Нижняя	50
976	4	3.2	0.7	Средняя	65
976a	272	2.1	0.5	Нижняя	50
976a	294	2.1	0.7	»	48
976a	425	2.2	0.3	Средняя	60—55
976a	359	2.7	0.5	»	50

P. knorrii встречается главным образом в сарматских отложениях Советского Союза и Западной Европы.

Следует отметить, что в коллекции Мангюса имеются преимущественно мелкие узкие и длинные листочки. Очень редки более крупные листочки, вернее их части.

***Lespedeza caucasica* Kutuzk. et Takht. sp. nov.**

Табл. II, 1—3, 7—14, 16—23, 28—29 (см. вклейку)

Г о л о т и п. БИН — колл. 976, обр. 124; Армянская ССР, окрестности с. Дзорахбюр, Мангюс; в. сармат.

И с с л е д о в а н н ы е о б р а з ц ы. Колл. 975, обр. 18a, 117, 140, 154, 213, 358; колл. 976, обр. 124; колл. 976a, обр. 118, 122, 186, 188, 191, 220, 222, 290, 336, 347, 405, 416.

Д и а г н о з. Листочки цельнокрайные, мелкие, 0.8—1.9 см дл., от почти линейных, удлинено-продолговатых до удлинено-обратно-яйцевидных, иногда асимметричных (рис. 2). Основание от узкоклиновидного до широкоокругло-клиновидного. Верхушка округлая или выемчатая с шипиком (продолжением главной жилки). Вторичные жилки очень частые, прямые или слегка дуговидные, у края изгибающиеся и образующие петлю.

О п и с а н и е. В коллекции сохранилось около 20 отпечатков небольших листочков 0.8—1.9 см дл., 0.2—0.5 см шир.

Наиболее хорошо и полно сохранился отпечаток цельнокрайнего узкопродолговатого асимметричного листочка (1.5 см дл., 0.3 см шир.), принятого нами за голотип (табл. II, 7, 8). Основание слегка округло-клиновидное, верхушка закругленная с шипиком. Черешок 1.5 мм дл., 0.3 мм шир. Главная жилка прямая, слегка суживающаяся к верхушке. От нее под углом 45° отходят 12 пар прямых, ближе к краю слегка извилистых вторичных жилок. У самого края они изгибаются и соединяются петлей с соседней верхней жилкой. 2—3 пары самых верхних коротких вторичных жилок отходят от главной под углом 55°. Местами видны вставочные жилки. Тонкие третичные жилки слабо заметны лишь при увеличении в 5 раз.

Кроме нескольких листочков, близких по форме к описанному, встречаются очень узкие, почти линейные, как, например, листочки, изображенные на табл. II (9, 10) 1.2 см дл. и 0.2 см шир. Они отличаются от вышеописанного, кроме формы, большим количеством коротких вторичных жилок, отходящих от главной под более острым углом 20—25°.

Самый широкий слегка асимметричный листочек удлинено-обратно-яйцевидной формы (0.9 см дл. и 0.5 см шир.) изображен на табл. II, 1—3. Он имеет округло-клиновидное основание и выемчатую верхушку. 8 пар очередных, прямых, параллельных друг другу вторичных жилок отходят

от главной под углом 35—38°, соединяясь, как и у листьев других форм, петлями. Третичная сеть жилок заметна лишь при увеличении и состоит из вытянутых сегментов.

С р а в н е н и е. Описываемые отпечатки по ряду признаков — форме листочков, по частным прямым вторичным жилкам, соединяющимся друг с другом округлой петлей у края листочка, и по форме ячеек третичной сети обнаруживают сходство с листочками рода *Lespedeza*, причем эти ископаемые верхнесарматские формы совмещают признаки нескольких современных видов этого рода, преимущественно *Lespedeza sericea* (Thunb.) Miq., *L. inschanica* (Max.) Schindl. и *L. elegans* Cambess. Особенно это относится к узким формам листочков из Индии (Альмора, 1500—2000 м над ур. м. — Гималаи, Кумаон).

Что касается отпечатков более широких листочков, то по форме они ближе всего к *L. bicolor* Turcz., особенно к гербарным экземплярам, собранным в Китае (окрестности Пекина). Однако среди просмотренного гербарного материала БИНа по *L. bicolor* у листочков обратнойцевидной формы вторичные жилки отходят под более тупым углом, чем у ископаемых листочков такой же формы. Листочек обратнойцевидной формы, очень сходный с вышеописанным ископаемым листочком такой же формы (также с более длинными вторичными жилками, отходящими под более острым углом, чем у листочков *Lespedeza*), был обнаружен среди гербарного материала другого рода этого же семейства — *Tephrosia*. Только жилкование узких листочков *Tephrosia* резко отличается от описанного: у них более длинные восходящие вторичные жилки, которые у края образуют округлой петли (как у узких листочков ископаемых форм и у современной *Lespedeza*), а, постепенно приближаясь к соседним вторичным жилкам, соединяются с ними узкой угловатой или острой петлей. Все это препятствует отнесению описанных листочков к роду *Tephrosia* и в то же время определяет некоторую условность отнесения всего материала к роду *Lespedeza*. Прямых указаний на нахождение представителей рода *Lespedeza* в ископаемом состоянии нет (по крайней мере отпечатков листочков), если не считать описанных Геером из верхнемеловых отложений Энингена в Швейцарии (Heer, 1859, S. 127, T. 139, fig. 17, 18) двух листочков с частыми вторичными жилками; он отнес их к установленному им виду *Leguminosites multinervis*, который он сближает с *Lespedeza capitata*. Однако такое сближение очень сомнительно, так как вторичные жилки дуговидные, что нехарактерно для узких листочков *Lespedeza*, кроме того, детали жилкования изображены слишком схематично.

Lespedeza elegans Cambess. по Шиндлеру (Schindler, 1913) в настоящее время произрастает в Кашмире (северо-западная Индия) на сухих склонах в зарослях кустарников.

Gleditsia allemanica Heer

Табл. III, 1—15 (см. вклейку)

И с с л е д о в а н н ы е о б р а з ц ы. Колл. 975, обр. 33, 34, 41, 46, 154, 327, 329, 330, 332, 340, 346; колл. 976, обр. 108, 227; колл. 976а, обр. 5, 110, 116, 303, 347.

О п и с а н и е. В коллекции имеются свыше 10 отпечатков небольших листочков различной сохранности, один из наиболее полно сохранившихся — на обр. 5 (колл. 976а, табл. III, 1, 2). Асимметричная, небольшая (2.5 см дл. и 1 см шир.) пластинка листа продолговато-ланцетной формы. Верхушка притупленная, основание несимметричное, суженное. Край мелкогородчато-пильчатый. Черешок 1 мм дл. Средняя жилка мощная, особенно у основания. От нее под углом 30—40° отходят 8 пар очередных, слегка извилистых вторичных жилок, у края соединяющихся друг с другом угловатыми широкими петлями, к которым примыкают мелкие петли, а от них идут ответвления в верхушки зубчиков. Третичная сеть мало заметна.



Рис. 3. *Genista paleotinctoria* Kutuzk. et Takht.

Голотип, отпечаток листа, колл. 976, обр. 4.

Остальные отпечатки почти идентичны вышеописанному, отличаясь лишь различной степенью сохранности.

С р а в н е н и е. Описываемый отпечаток обнаруживает большое сходство с *Gleditsia allemanica*, описанной Геером из тортона Эннингена. Среди современных видов гледичии она ближе всего к *G. caspica* Desf., встречающейся в Южной Ленкорани, где она растет единично или группами в низинной и предгорной частях.

Кроме тортона Швейцарии (Энинген), *G. allemanica* встречается в отложениях бурдигальского яруса Италии (Торрино), в сармате Венгрии, в активане Чехословакии. В Советском Союзе известна из нижнего миоцена Казахстана (Кушук), из нижнесарматских отложений Украины (Крынка, Повитруле), понта Абхазии (Кодор) и верхне-сарматских отложений Краснодарского края (Армавир).

Genista paleotinctoria Kutuzk. et Takht. sp. nov.

Табл. IV, 6—15

Г о л о т и п: БИН — колл. 976, обр. 4; Армянская ССР, окрестности с. Дзорахбюр, Мангюс; в. сармат.

И с с л е д о в а н н ы е о б р а з ц ы. Колл. 975, обр. 47, 141, 144; колл. 976, обр. 4, 229; колл. 976а, обр. 421.

Д и а г н о з. Цельнокрайные небольшие листья 1.2—1.3 см дл. и 0.3—0.7 см шир. удлинненно-ланцетной или ланцетной формы с асимметричным, округло-клиновидным основанием. Вторичные очередные восходящие жилки в числе 3—5 соединяются друг с другом петлей. Вторая снизу пара жилок очень длинная, доходит до верхней трети листа.

О п и с а н и е. В коллекции имеются 4 отпечатка небольших листьев. Отпечаток листа на обр. 4, колл. 976 (табл. IV, 6, 7) хорошо сохранился за исключением отсутствующей верхушки. Листовая пластинка удлинненно-ланцетная (рис. 3). Основание асимметричное, округло-клиновидное. Средняя жилка, довольно мощная при основании, суживается к верхушке. От нее под углом 20, 25 и 45 отходят 4 пары очередных вторичных жилок, соединяющихся друг с другом петлей. Вторая снизу пара вторичных длинных восходящих жилок достигает верхней трети листа. Самая нижняя пара жилок соединяется со второй парой приблизительно на середине длины петлей, к которой примыкает ряд петель, уменьшающихся по мере приближения к краю. От средней жилки отходят вставочные, еще более тонкие, чем вторичные, которые не образуют петли. Третичная сеть жилок заметна слабо. Отпечаток листа на обр. 141, колл. 975 (табл. IV, 10, 11) почти тождествен вышеописанному; в отличие от них отпечаток на обр. 144, колл. 975 (табл. IV, 12, 13), полностью сохранившийся, отличается тупой верхушкой и меньшим количеством вторичных жилок (всего 2 пары).

С р а в н е н и е. Описываемые отпечатки по всем признакам обнаруживают сходство с современной *Genista tinctoria* L. Последний вид — чрезвычайно полиморфный. Как указывает Гиббс (Gibbs, 1966), она распространена на большей части Европы до Турции и Ближнего Востока; ареал ее на юге включает северную и северо-восточную Испанию, Сицилию, Сардинию и Грецию, а на севере — Литву, Украину; на восток она распространена до Урала. Растет по опушкам лесов, в сосновых борах, в зарослях кустарников, на каменистых склонах.

В ископаемом состоянии у рода *Genista* известны лишь плоды (*Genista* sp.) из нижнего сармата Крынки (Криштофович, Байковская, 1956).

Colutea sp.

Табл. III, 18—19

Исследованные образцы. Колл. 976, обр. 11.

Описание. В коллекции сохранился единственный отпечаток небольшого цельнокрайнего асимметричного листочка 0.9 см дл. и 0.6 см шир., широко-обратнойцевидной формы. Верхушка выемчатая, основание узкоклиновидное, почти избегающее. Средняя жилка тонкая, от нее под углом 55° отходят 4 пары малозаметных вторичных жилок. Ближе к краю они заггибаются и соединяются друг с другом петлей. Третичная сеть не выражена.

Сравнение. По форме и жилкованию описываемый отпечаток сходен с листочками пузырника, а именно с современным видом *Colutea armena* Boiss. et Huet. Это кустарник до 2 м выс. Как указывают Брович (Browicz, 1963) и Дэвис (Davis, 1970), он растет в Восточном Закавказье (Азербайджан), а также в северо-восточной части Турции (от Эрзурума до Испира; Артвин, Тортум, Олту и т. д.). *C. armena* обитает на горных склонах 150—1350 м над ур. м. в дубово-можжевеловых лесах, а также вместе с *Quercus iberica* Stev., *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., *Juniperus polycarpus* C. Koch, *I. foetidissima* Willd., *Carpinus orientalis* Mill., *Paliurus spina-christi* Mill., *Cerasus microcarpa* Boiss., *Lonicera* sp., *Cotinus coggygia* Scop., *Jasminum fruticans* L., *Cormus* sp. (Прилипка, 1964).

Leguminosites sp.

Табл. I, 19, 20

Исследованные образцы. Колл. 975, обр. 213.

Описание. Сохранился единственный отпечаток плода — многосемянного прямого боба линейной формы, около 4.5 см дл. и 0.7 см шир. Под семенами поверхность боба слегка выпуклая. При увеличении заметна частая сеть мелких тонких жилок.

Сравнение. Описываемый отпечаток по форме очень напоминает плод *Tephrosia*, в частности *T. tinctoria* Pers. Близость к этому роду вполне вероятна, если учесть, что часть отпечатков листочков из коллекции Мангюса (листьями удлиненно-обратнойцевидной формы), отнесенных нами несколько условно к роду *Lespedeza*, обнаруживает определенное сходство с некоторыми видами *Tephrosia*. Однако, с другой стороны, такое сближение весьма относительно, так как плоды описанной формы среди бобовых встречаются и у других родов.

ЛИТЕРАТУРА

- Гохтунни Н. Г. (1971). Материалы к сарматской флоре Армении. Тр. БИН АН АрмССР, XVII.— Ильинская И. А. (1959). Верхнемиоценовая флора горы Повитруле в Закарпатье. Бот. ж., 44, 5.— Колаковский А. А. (1964). Плиоценовая флора Кодора.— Корнилова В. С. (1960). Нижнемиоценовая флора Кушука (Тургайский пролив).— Криштофович А. Н., Т. Н. Байковская. (1956). Сарматская флора Крынки.— Кутузкина Е. Ф. (1964). Сарматская флора Армавира.— Палибин И. В. (1939). Материалы к третичной флоре Армении. В сб.: Президенту АН СССР акад. В. Л. Комарову.— Прилипка Л. И. (1954). Лесная растительность Азербайджана.— Тахтаджян А. Л., Е. Ф. Кутузкина. (1969). Род *Tamarix* в сарматских отложениях Армении (Мангюс). Бот. ж., 54, 10.— Browicz K. (1963). The genus *Colutea*. Monographicae botanicae, XIV.— Davis P. H. (edit.). (1970). Flora of Turkey and East Aegan Islands.— Gibbs P. E. (1966). A revision of the genus *Genista* L. Notes Royal Bot. Garden Edinburgh, XXVII, 1.— Heer O. (1859). Flora tertiaria Helvetiae, III.— Schindler A. K. (1913). Einige Bemerkungen über *Lespedeza* Michx. und ihre nächsten Ver-

wandten. Bot. Jahrb. f. systematik. Pflanzengeschichte u. Pflanzengeographie, XLIX, 5.— U n g e r F. (1850). Die fossile Flora von Sotzka.— U n g e r F. (1869). Die fossile Flora von Szanto in Ungarn.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 XII 1976.

S U M M A R Y

Several representatives of the family *Leguminosae* discovered in Upper Sarmatian deposits of Mangus (Armenian S. S. R.) pertaining to five genera (*Podogonium*, *Gleditsia*, *Genista*, *Lespedeza* and *Colutea*) are described. Two new species (*Genista paleotinctoria* Kutuzk. et Takht. sp. nov. and *Lespedeza caucasica* Kutuzk. et Takht. sp. nov.) are described. The representatives of the genus *Lespedeza* in fossil state were found on the territory of the U. S. S. R. for the first time. The genus *Genista* was until now known as a single find of fruit.

Т а б л и ц а I

Виды *Podogonium* и других родов в сармате Мангюса.

1—18 — *Podogonium knorrii* Heer: 1 — отпечаток листочка продолговато-овальной формы, колл. 1976а, обр. 228; 2 — то же, $\times 4$; 3 — отпечаток листочка округлой формы, колл. 976а, обр. 412; 4 — то же, $\times 3$; 5 — отпечаток листочка удлинено-обратнояйцевидной формы, колл., 976а, обр. 215; 6 — то же, $\times 5$; 7 — часть отпечатка листа с сохранившимися двумя листочками — верхушечным и боковым, колл. 976а, обр. 132; 8 — то же, $\times 4$; 9 — отпечаток листа с сохранившимися двумя боковыми листочками, колл. 976а, обр. 130; 10 — отпечаток односемянного плода, колл. 975, обр. 19; 11 — то же, $\times 3$; 12 — отпечаток плода, колл. 976, обр. 18; 13 — то же, $\times 2.5$; 14 — отпечаток маленького плода, колл. 975, обр. 311; 15 — то же, $\times 3$; 16 — отпечаток плода, колл. 976, обр. 252; 17 — отпечаток части раскрывающегося плода, колл. 976, обр. 35; 18 — отпечаток части плода, колл. 976а, обр. 24; 19—20 — *Leguminosites* sp.; 19 — отпечаток многосемянного плода, колл. 975, обр. 213; 20 — то же, $\times 2$; 21 — *Tephrosia tinctoria* Pers., плод из гербария БИНа.

Т а б л и ц а II

Виды *Lespedeza* в сармате Мангюса.

1—3 — *Lespedeza caucasica* Kutuzk. et Takht. sp. nov.: 1 — отпечаток листочка удлинено-обратнояйцевидной формы, колл. 975, обр. 18а; 2 — тот же отпечаток, $\times 3.5$; 3 — тот же отпечаток, видны прямые параллельные вторичные жилки, а в полях между ними — удлинённые многоугольники третичной сети, $\times 9$; 4—6 — *L. bicolor* Turcz.: 4 — отпечаток листочка из гербария (окрестности Пекина); 5 — то же, $\times 2$; 6 — тот же отпечаток листочка с деталями жилкования, $\times 3.5$; 7—14 — *L. caucasica* Kutuzk. et Takht. sp. nov.: 7 — отпечаток листочка, голотип, колл. 976, обр. 124; 8 — то же, $\times 2$; 9 — отпечаток узкого листочка, почти линейной формы, колл. 975, обр. 140; 10 — то же, $\times 3$; 11 — отпечаток листочка, колл. 976а, обр. 118; 12 — то же, $\times 4$; 13 — отпечаток листочка обратноланцетной формы, колл. 976а, обр. 122; 14 — то же, $\times 3$; 15 — *L. inschonica* (Max.) Schindl., листочек из гербария; 16—23 — *L. caucasica* Kutuzk. et Takht. sp. nov. — отпечатки листочков различной формы; 24—27 — *L. inschonica* (Max.) Schindl. — листочки из гербария; 28—29 — *L. caucasica* Kutuzk. et Takht. sp. nov.; 28 — отпечаток верхней части листочка, колл. 975, обр. 213; 29 — то же, $\times 3$.

Т а б л и ц а III

Виды *Gleditsia* и *Colutea* в сармате Мангюса.

1—15 — *Gleditsia allemanica* Heer: 1 — отпечаток листочка, колл. 976а, обр. 5; 2 — то же, $\times 3$; 3 — противоположный отпечаток листочка, изображенного слева (1); 4 — отпечаток асимметричного листочка, колл. 976а, обр. 303; 5 — то же, $\times 2$; 6 — отпечаток листочка с хорошо выраженными городчатыми зубцами, колл. 976, обр. 227; 7 — то же, $\times 4$; 8 — отпечаток листочка, колл. 975, обр. 340; 9 — то же, $\times 2.5$; 10 — отпечаток листочка, колл. 976а, обр. 347; 11 — то же, $\times 3$; 12 — отпечаток неполного листочка с оттянутой верхушкой, колл. 975, обр. 46; 13 — то же, $\times 3$; 14 — отпечаток листочка с хорошо заметным жилкованием, колл. 975, обр. 154; 15 — то же, $\times 3$; 16—17 — *G. caspica* Desf.: 16 — листочек из гербария БИНа; 17 — то же, $\times 2$; 18—19 — *Colutea* sp.; 18 — отпечаток клиновидного листочка, колл. 976, обр. 11; 19 — то же, $\times 3$; 20—21 — *C. armena* Boiss. et Huet.: 20 — листочек из гербария БИНа, окрестности г. Тбилиси, № 286; 21 — то же, $\times 5$.

Т а б л и ц а IV

Виды *Podogonium* и *Genista* в сармате Мангюса.

1—5 — *Podogonium knorrii* Heer: 1 — отпечаток листа с тремя парами узких листочков, колл. 976а, обр. 129; 2 — то же, $\times 2$; 3 — отпечаток листочка, колл. 976, обр. 4; 4 — то же, $\times 2$; 5 — отпечаток листочка ланцетной формы, колл. 976, обр. 33; 6—15 — *Genista paleotinctoria* Kutuzk. et Takht. sp. nov.: 6 — отпечаток асимметричного небольшого листа, голотип, колл. 976, обр. 4; 7 — то же, $\times 9$; 8 — отпечаток листа, колл. 975, обр. 47; 9 — то же, $\times 5.5$; 10 — отпечаток части листа, колл. 975, обр. 141; 11 — то же, $\times 3$; 12 — отпечаток листа с закругленной верхушкой, колл. 975, обр. 14; 13 — то же, $\times 3$; 14 — отпечаток двух супротивно расположенных листьев, колл. 976, обр. 22; 15 — то же, $\times 4$; 16—23 — *G. tinctoria* L.: 16 — лист из гербария БИНа (Румыния); 17 — то же, $\times 4$; 18 — лист с округлой верхушкой из гербария БИНа; 19 — то же, $\times 4$; 20—23 — листья из гербария БИНа.

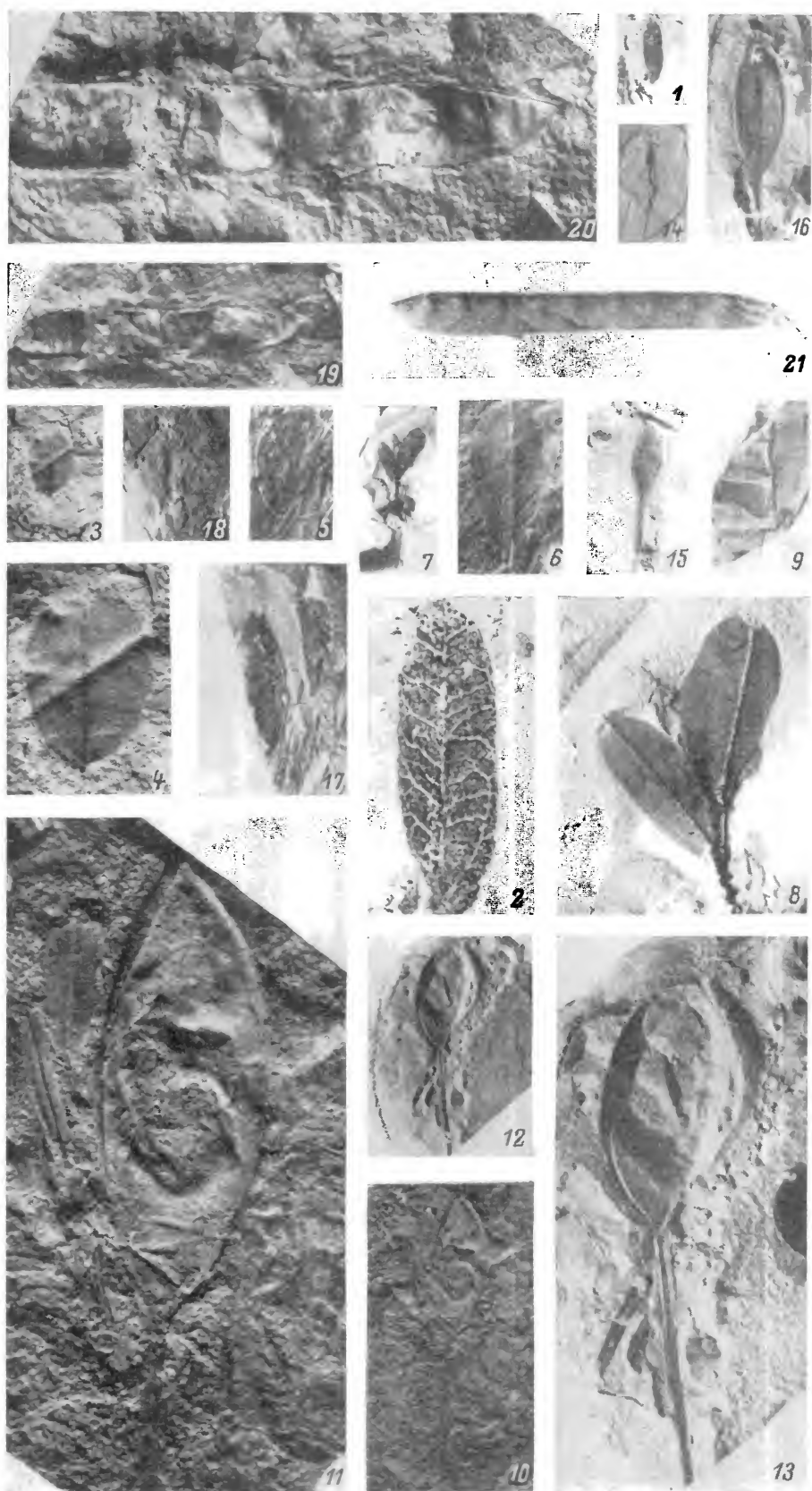


Таблица I

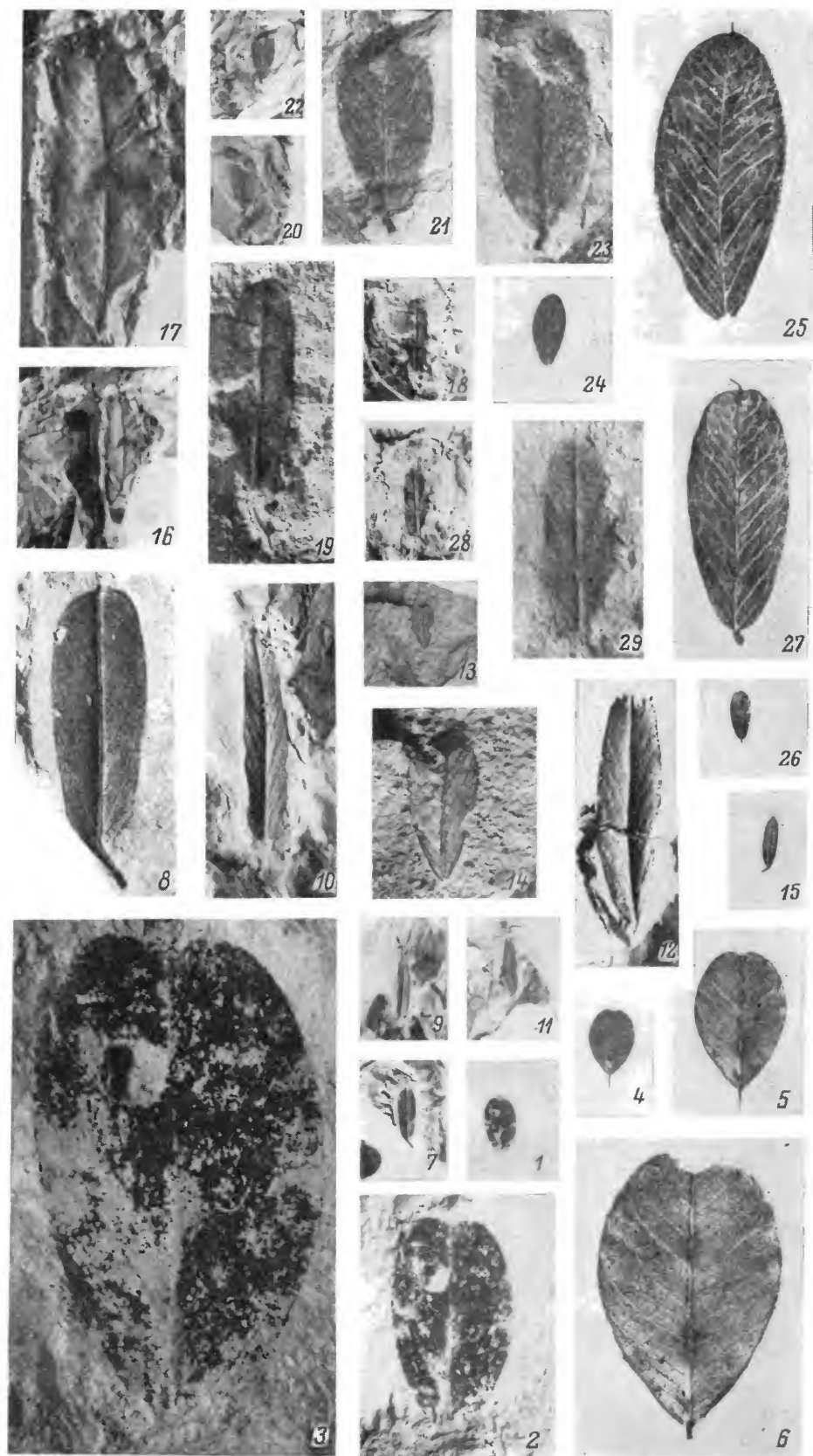


Таблица II

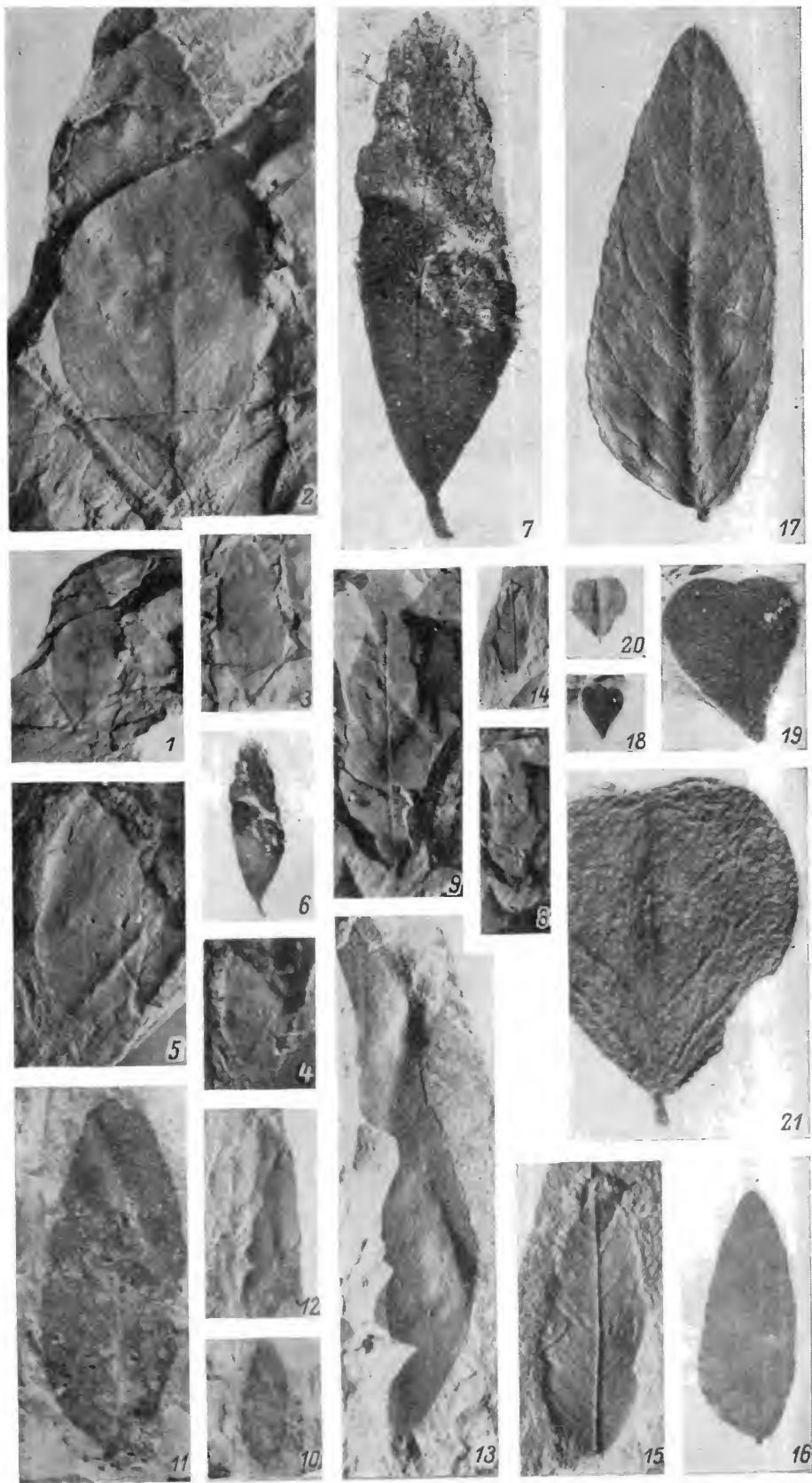


Таблица III

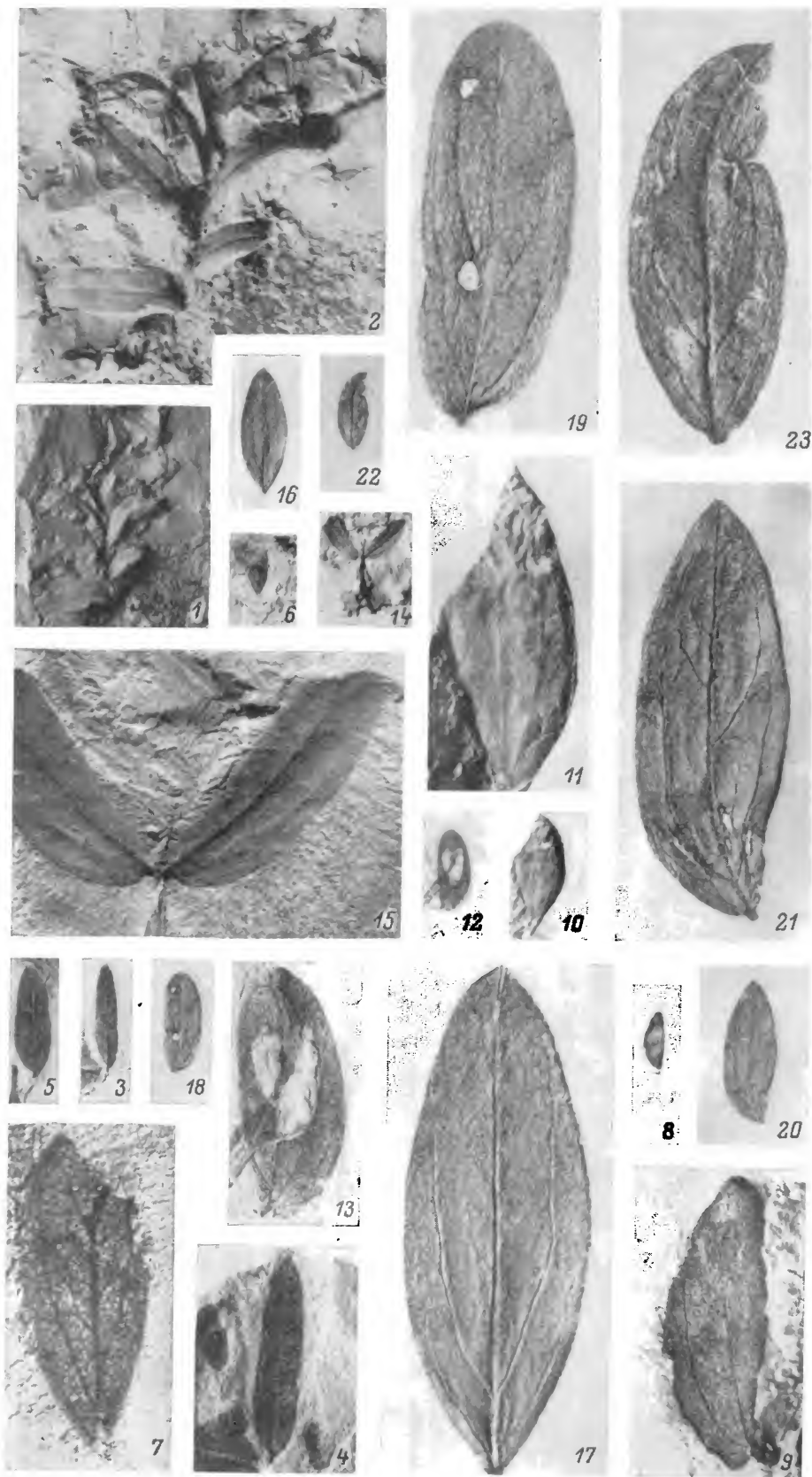


Таблица IV

УДК 551.781.4.: 581.9 (571.61)

В. В. Федотов

НОВЫЕ ВИДЫ ЭОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ РАЙЧИХИ
АМУРСКОЙ ОБЛАСТИV. V. FEDOTOV. NEW SPECIES OF THE EOCENE FLORA OF RAITSCHICHA
IN AMUR REGION

Описаны три новых вида ископаемых растений: *Aralia amurensis* Fedotov, *Gouania grubovii* Fedotov, *Weigela raitschichensis* Fedotov, которые обнаруживают близкое сходство с современными видами тех же родов из Восточной Азии — *Aralia mandschurica* Rupr. et Maxim. и *A. elata* (Miq.) Seem., *Gouania leptostachya* DC. и *Weigela florida* (Bunge) DC. Указанные виды входят в состав эоценовой флоры Райчихи, которая представляет особый этап развития третичных флор Дальнего Востока, связанный с максимальным смещением теплоумеренной и субтропической зон растительности к северу.

Райчихинская флора является особым звеном в развитии третичных флор Дальнего Востока (Криштофович, 1946, 1952; Байковская, 1950). Значительный интерес к ней проявили палинологи (Финько, Заклинская, 1958; Чемяков и др., 1960; Братцева, 1969а, б; Зива, 1969, 1973). Новый список флоры Райчихи составлен М. А. Ахметьевым (1973). Однако сведения, полученные разными исследователями, порою противоречивы, и флора еще недостаточно изучена.

С 1966 г. в течение ряда лет мною собраны ископаемые растения в 21 местонахождении песчано-глинистой толщи в райчихинском бурогольном бассейне вблизи г. Райчихинска. Схема расположения местонахождений ископаемой флоры опубликована ранее¹ (Федотов, 1974). В этой коллекции² среди более чем 3000 экземпляров растительных остатков выделено около 250 форм. Многие из них представлены одним или несколькими отпечатками.

Наиболее обычны встречающиеся почти во всех местонахождениях или не менее чем в половине их — *Salvinia* sp., *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, *Nelumbo protospeciosa* Sap., *Ailanthus confucii* Ung. и *Ziziphus matutina* Kryshch. Большим числом (более ста) отпечатков представлен *Vitis* sp., но почти все они встречены в одном местонахождении, тогда как в четырех других найдено по 1—2 экземпляра. Теплолюбивые элементы флоры *Lindera venusta* Lesq., *Litsea? gracilis* Baik., *Cinnamomum miocenum* Morita, *Ocotea* sp., *Cocculus* cf. *mollis* Wall., *Ficus yubariensis* Endo, *F. schimperii* Lesq., *Theaceae* gen. sp., *Diospyros ubensis* Huzioka et Takahasi и некоторые другие представлены немногими экземплярами в 2—3 местонахождениях. Только *Myrtophyllum amurensis* Fedotov и *Dodouea burejensis* Fedotov обнаружены в большем количестве в трех местонахождениях каждый. В самом крупном местонахождении (точка 45) найдено большинство видов, известных в других местонахождениях. Общее число экземпляров в нем около 400. Здесь представлен каждый из описанных ниже видов, причем *Aralia amurensis* Fedotov и *Weigela raitschichensis* Fedotov известны только

¹ Каждое местонахождение ископаемых растений на схематической карте соответствует точке с определенным номером.

² Коллекция 1351 хранится в Дальневосточном геологическом институте, за исключением голотипов, описанных в данной статье видов.

отсюда. Отпечатки же *Gouania grubovii* Fedotov обнаружены и в других местонахождениях (точки 12, 26, 34). Ископаемые виды проявляют удивительно близкое сходство с современными восточно-азиатскими видами — *Aralia mandschurica* Rupr. et Maxim. и *A. elata* (Miq.) Seem., *Gouania leptostachya* DC. и *Weigela florida* (Bunge) DC.

Анализ богатого материала позволил сделать вывод о том, что райчихинская флора имеет мезофитный облик и характеризуется значительным участием хвойных (Федотов, 1973, 1975). Это изменяет существовавшее ранее мнение о райчихинской флоре как узколистной и несколько ксероморфной и об отсутствии в ней хвойных, что было порождено недостатком материала у первых исследователей. Как отмечено мной ранее (Федотов, 1974), ошибочно также их мнение о существовании родственных связей райчихинской флоры с пагаянской. Вполне справедлив вывод А. Н. Криштофовича (1946, 1952) и Т. Н. Байковской (1950) об отсутствии сходства райчихинской флоры с другими ископаемыми флорами, а также о незначительном участии или отсутствии в ней умеренных видов, обычных в других третичных флорах Азии. Для многих видов райчихинской флоры установлено очень близкое сходство с современными видами восточноазиатских флор. Большинство из них встречается в Китае в области распространения формации смешанных мезофитных лесов, описанной Ваном (Wang, 1961). Вероятно, флора Райчихи отражает в общих чертах растительность такой формации или близкой к ней.

Близость многих райчихинских видов к современным видам Японии и Китая и отсутствие аналогов среди ископаемых флор позволяет предположить, что флора Райчихи отражает еще не известный этап развития третичных флор Дальнего Востока.

Вследствие отсутствия ископаемых флор, сходных по систематическому составу с райчихинской, время ее существования точно не определено. Стратиграфическое положение райчихинских слоев в разрезе Кивда-Райчихинского бурогоугольного месторождения также не позволяет судить о времени их образования. Они залегают на отложениях кивдинской свиты, возраст которой не моложе палеоцена, а перекрываются обычно отложениями белогорской свиты плиоценового-раннечетвертичного возраста (Федотов, 1974). Позже мною было установлено, что в южной части месторождения, где разрез более полный, на райчихинских слоях с размывом залегает толща разнородных кремнисто-кварцевых полевошпатовых песков с обильным содержанием пылевидного каолинистового материала. Здесь же встречаются и слои дресвы и мелких галечников с преобладанием обломков яшм, халцедона и опала. Возраст этой толщи, литологически резко отличающейся от пород смежных слоев, пока неясен. Первые определения времени существования райчихинской флоры — палеоцен-эоцен (Криштофович, 1946) и палеоцен (Байковская, 1950) — в значительной степени были связаны с представлением о тесной геологической преемственности угленосной кивдинской свиты и залегающих на ней райчихинских слоев. Однако несколько позже было высказано предположение о существовании перерыва между этими толщами (Байковская, 1956; Нарышкина, 1973; Федотов, 1974). Е. Д. Заклинская (Финько, Заклинская, 1958) относит райчихинскую флору к среднему—позднему эоцену, основываясь не столько на спорово-пыльцевом комплексе, происходящем, вероятно, из кивдинской свиты, сколько исходя из анализа публикаций А. Н. Криштофовича и Т. Н. Байковской. Палинологам все же как будто удалось установить сходство райчихинских спорово-пыльцевых комплексов с комплексами нижнего эоцена обширной территории, включая Южное Приморье, о. Сахалин, п-ов Тазовский, Казахстан, Западную Сибирь и Западную Европу, а также с нижне-среднеэоценовыми комплексами Австралии (Братцева, 1969а; Зива, 1973). К сожалению, с этой территории неизвестны фоссилии, которые можно было бы сравнить с остатками листьев райчихинской флоры.

М. А. Ахметьев (1973), рассмотрев листовые остатки райчихинской флоры, пришел к выводу, что большинство райчихинских растений близки

или даже идентичны растениям флор Убе (средний—поздний эоцен) и Такасима (средний эоцен) из Юго-Западной Японии. Однако в собранной мною коллекции нет видов, общих с видами этих флор. Кроме того, большинство ископаемых видов названных флор сходно в основном с современными видами, свойственными формации вечнозеленой широколиственной растительности. Флора же Райчихи, очевидно, отражает растительность, более сходную с современной формацией листопадных смешанных мезофитных лесов с примесью вечно зеленых элементов. По-видимому, различие между флорами Убе и Такасима, с одной стороны, и флорой Райчихи, с другой, скорее формационное, чем возрастное. Знакомство с коллекцией и заключениями автора позволило В. А. Красилкову определить возраст райчихинской флоры вначале как эоценовый (1970), а затем как позднеэоценовый (1976). К сожалению, эти заключения не сопровождаются хотя бы списком определений.

Более надежные свидетельства возраста райчихинской флоры можно получить, если сопоставить условия ее существования с общим ходом климатических изменений в кайнозое. Прогрессирующее похолодание кайнозойского климата прерывалось эпохами потепления, наиболее значительное из них отмечено в эоцене. Этому периоду в Северной Америке и Европе соответствует максимальное расширение к северу (на 20°) зоны субтропической растительности (Dorf, 1959; Синицын, 1967). В Европе, возможно, оно не превышало 15° (Тахтаджян, 1970). В Японии наибольшее смещение растительных зон к северу происходило в позднем эоцене (Tanai, Huzioka, 1967). По мнению Чени (Chapau, 1940), в эоцене границы растительных зон всюду были продвинуты на одинаковое расстояние по отношению к современным границам.

Флора Райчихи существовала в условиях, близких к теплоумеренному—субтропическому климату; в таких условиях ныне произрастают преимущественно листопадные смешанные мезофитные леса бассейна р. Янцзы, по крайней мере на северной границе их распространения (30—32° с. ш.). Очевидно, существование флоры Райчихи на северной широте 50° связано со смещением зоны теплоумеренной—субтропической растительности в позднеэоценовую эпоху к северу примерно на 18—20°.

Aralia amurensis Fedotov sp. nov.³

Табл. I, 5 (см. вклейку); рис. 1

Г о л о т и п. Колл. 1351, экз. № 1584а; Амурская обл., г. Райчихинск; поздний эоцен, райчихинские слои; БИН АН СССР, Ленинград.

И с с л е д о в а н н ы е э к з е м п л я р ы. Райчихинские слои, Амурская обл., карьеры близ г. Райчихинска, отпечаток листочка, экз. № 1584а, т. 45.

О п и с а н и е. Листочек длиной 10.8, шириной 6.8 см, яйцевидный, с округло-клиновидным, слегка асимметричным основанием и короткой заостренной верхушкой. Наибольшая ширина приходится на нижнюю половину пластинки. Край зубчатый, за исключением цельного основания. Зубчики большей частью мелкие, 1.0—1.5 × 1.0—2.0, редко 3.0 × 4.0 мм, на 1 см края приходится 2—3 зубчика; они неравные, треугольные, с прямыми, вогнутыми или несколько выпуклыми сторонами. Внутренняя сторона чаще вогнутая, тогда как внешняя скорее прямая или выпуклая. Стороны составляют острую или тупую верхушку с углом 70—130°. Выемки между зубчиками широкие с закругленным или остроугольным дном. Главная жилка прямая, в начале около 1.0 мм толщины. Вторичные жилки в количестве 7—8 пар очередные или почти супротивные, прямые, краспедодромные; от главной жилки отходят под углом 45—60° (нижняя пара отходит под углом 30°, но почти сразу несколько отгибается к основанию); каждая из них имеет несколько (до пяти у ниж-

³ Название вида от реки Амур.

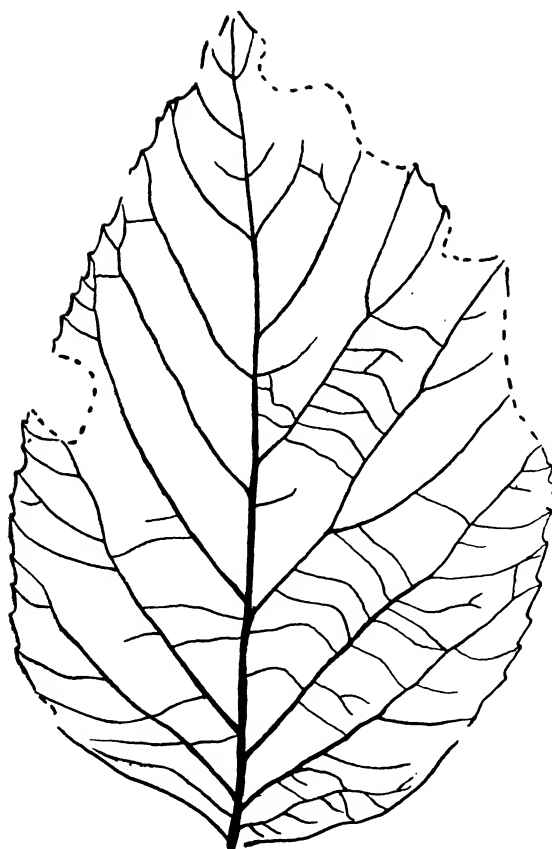


Рис. 1. *Aralia amurensis* Fedotov, голо-
тип, экз. № 1584а.

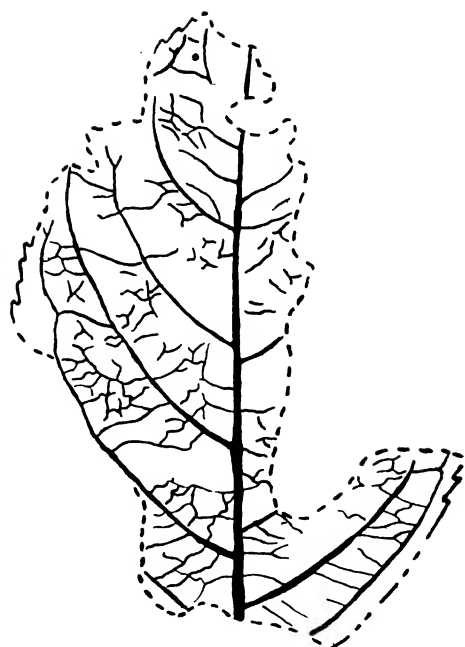


Рис. 2. *Weigela raitschichensis* Fedotov,
экз. № 1690а.

них, одна-две у верхних) вильчатых ответвлений; вторичные жилки при этом иногда дихотомируют под углом $40-60^\circ$. Недалеко от края листа окончания вторичных жилок и их ответвлений 1—2 раза вильчато разветвляются, становятся извилистыми и, сильно утончаясь, заканчиваются в зубчиках. В самом основании главной жилки от нее отходит пара мелких инфрабазальных жилок с несколькими ответвлениями. Между вторичными жилками иногда находятся единичные мелкие промежуточные жилки. Третичные жилки отходят от главной и вторичных жилок под углом, близким к прямому. Они очень тонкие, обычно слабо изогнутые, иногда вильчато разветвленные (рис. 1). В основании листочка сохранился остаток черешочка длиной 0.2 см, одинаковой ширины с главной жилкой.

С р а в н е н и е. Чуть асимметричное основание, характер вторичных жилок с вильчатообразно отделяющимися ветвями, иногда дихотомирующих, очень сильное утончение и вильчатое ветвление окончаний вторичных жилок позволяет рассматривать описанный экземпляр как листочек крупного перистого листа *Aralia*.

Среди ископаемых видов этого рода наиболее близким к нашему является *A. taurinensis* (Ward) Sanborn, описанный Беккером из эоцена Монтаны в Северной Америке (Becker, 1960). Найденные отпечатки он сравнивает с современным *A. spinosa* L. с юго-востока Северной Америки. Ископаемые листочки из Монтаны легко отличить от райчихинского листочка. Особенно выделяются они извилистыми, разветвляющимися и образующими неправильную сеть третичными жилками, а у *A. amurensis* третичные жилки образуют лестничные анастомозы. Из неогена Хоккайдо описана *A. subelata* Tanai et Suzuki (Tanai, Suzuki, 1965), представленная единственным листочком около 3 см длины, который резко отличается от нашего экземпляра формой листовой пластинки и характером зубча-

тости. На его изображении нельзя различить особенности жилкования, поэтому не представляется возможным сравнить *A. subelata* с нашим видом. Кроме того, такая относительно слишком крупная зубчатость, как у японского вида, нехарактерна для нормально развитых листочков его современного эквивалента *A. elata*.

Среди современных видов *Aralia* наиболее сходен с нашим *A. mandschurica* Rupr. et Maxim. (Северо-Восточный Китай, Корея, за исключением крайнего юга, юг континентальной части советского Дальнего Востока). Были изучены гербарный материал Ботанического института АН СССР и сотни экземпляров *A. mandschurica* с живых дикорастущих растений в Южном Приморье. Некоторые из собранных листочков почти полностью сходны с ископаемым экземпляром. Изменчивость разных признаков листочков этого вида различна. Меньше всего меняется характер жилкования, тогда как форма и размер, зависящие от положения на листе, и характер зубчатости варьируют в широких пределах. Исследованные листочки современной *A. elata* (Miq.) Seem. (Япония, о. Сахалин, южные Курильские острова) не обнаруживают такого близкого сходства с нашим видом, как *A. mandschurica*. В силу широкой амплитуды изменчивости листочков *A. mandschurica* часто их трудно отличить от листочков *A. elata* и некоторые систематики считают возможным объединить эти виды под приоритетным названием *A. elata* (Ворошилов, 1966).

Геологическое распространение. Поздний эоцен, райчихинские слои, Амурская область.

Gouania grubovii Fedotov sp. nov.⁴

Табл. II, 1—6 (см. вклейку)

Д и а г н о з. Листья удлинено-яйцевидные, с округлым основанием, к верхушке постепенно суживаются, мелко пильчато-зубчатые. Жилкование перисто-петлевидное. Пара базальных жилок хорошо выражена. Вторичные жилки почти прямые, параллельные.

Г о л о т и п. Колл. 1351, экз. № 1265; Амурская обл., г. Райчихинск; поздний эоцен, райчихинские слои; БИН АН СССР, Ленинград.

И с с л е д о в а н н ы е э к з е м п л я р ы. Райчихинские слои Амурской обл., карьеры близ г. Райчихинска, 20 отпечатков и 5 противотпечатков листьев из четырех местонахождений — точка 12, экз. №, 317, 318, 320, 343, 368, 921, 922, 923; точка 26, экз. № 1029; точка 34, экз. №№ 1167, 1168, 1243, 1254, 1265, 1268, 1270, 1298, 1304; точка 45, экз. №№ 1781, 1782.

О п и с а н и е. Листья 6—20 см длины, 5.0—9.5 см ширины (см. таблицу), простые, цельные, удлинено-яйцевидные, иногда несколько асимметричные в нижней половине; край равномерно мелко-пильчато-зубчатый. Основание круглое, реже ширококлиновидное или срезанное. Наибольшая ширина приходится на нижнюю треть или четверть листа. Верхушка листа постепенно суживается в удлинено-заостренный или коротко заостренный кончик.

Зубчики начинаются в 1—2 см от нижней части основания листовой пластинки. Они мелкие, по 6—9 на 1 см края листа, а на его узкой верхушке едва различимы, возможно, что верхушка цельнокрайняя. Стороны зубчиков слегка или заметно выпуклые; внешняя сторона в 2—3 раза длиннее внутренней, которая с краем листа образует угол 60—120°. В зависимости от этого меняется и угол между сторонами зубчиков — от 60 до 120 (140)°. Зубчики с острой или закругленной верхушкой, выемки между ними с остроугольным дном. Главная жилка прямая, тонкая, при основании 0.5—1.5 мм толщины, в верхушке утончается в 3 раза. От основания листа также отходит пара базальных жилок, составляющих с главной угол 30—45°. Базальные жилки не отличаются по толщине от

⁴ Вид назван в честь ботаника В. И. Грубова.

Размеры листьев *Gouania grubovii*

№ экзем- пляра	Сохранившаяся часть	Длина, см	Ширина, см
343	Нижняя половина листа	Около 6.0 (3.3)*	Около 2.6 (2.4)
1781	»	» 7.5 (4.0)	» 3.4
1265	Лист без верхушки	» 9.5 (6.8)	» 3.2
922	Почти целый лист	» 11.0 (9.0)	» 4.8
1243	Почти целый лист без части основания	» 11.0 (10.0)	» 5.5 (5.3)
320	Лист без верхушки	» 11.5 (9.3)	» 5.1 (4.7)
317	Лист без верхушки и значительной части правой стороны	» 12.5 (9.0)	» 7.5 (4.0)
1270	Лист без части основания и левой половины	» 14.5 (13.3)	» 5.2 (5.0)
1298	Лист без части верхушки	» 15.5 (13.8)	» 9.4 (7.2)
921	Средняя часть листа	» 18.0 (11.5)	» 9.0 (4.5)
1168	Нижняя часть листа	» 19.5 (10.2)	» 8.2
1167	»	» 20.0 (15.0)	около 8.0 (7.6)

* В скобках указаны размеры сохранившейся части.

вторичных, за исключением нижней, более толстой части; они прямые, редко слабодуговидно изогнутые, иногда в верхней части дихотомизируют под острым углом. У мелких листьев они поднимаются вверх до $\frac{1}{3}$ длины пластинки, а у крупных — до $\frac{2}{3}$. У края базальные жилки, так же как вторичные, дуговидно изгибаются, на протяжении 1—2 см идут почти параллельно ему, затем соединяются серией уменьшающихся петель с вышележащими вторичными. С внешней стороны базальных жилок под углом 25—45° ответвляются по 2—6 коротких или довольно длинных жилок, которые соединяются между собой так же, как базальные и вторичные жилки. Нижнее ответвление базальной жилки имеет 2—3 ответвления, подобные ответвлениям 1-го порядка (экз. № 320, табл. II, 3). Вторичные жилки в числе 3—5(6) пар отходят от главной под углом 15—40°, верхние — под меньшим углом, чем нижние. Они в 2.5—3 раза тоньше главной жилки, очередные или супротивные. Вторичные и базальные жилки идут параллельно и находятся на одинаковом расстоянии друг от друга. От главной жилки они отходят с постепенно увеличивающимися от основания к верхушке интервалами, поэтому интервал между верхними вторичными жилками обычно в 1.5—2 раза больше, чем интервал между базальными и нижними вторичными жилками. Вторичные жилки слабодуговидные или почти прямые, заметно изгибаются лишь около края листа. Самая верхняя пара жилок высоко поднимается вдоль края и, постепенно утончаясь, теряется. Вблизи края от внешней стороны всех крупных жилок и их ответвлений в зубчики отходят короткие тонкие жилки. Иногда заметны и жилки, идущие в дно выемки между зубчиками. Третичные жилки паутиновидные, расположены перпендикулярно главной жилке, прямые или плавно изогнутые. Часть из них вильчато разветвляется или соединяется между собой поперечными анастомозами. На 1 см длины вторичных жилок приходится 5—8 третичных. Четвертичные жилки в 2 раза тоньше третичных, образуют крупные многоугольники, преимущественно пятиугольники. На некоторых листьях сохранились фрагменты тонких черешков длиной 1.0—2.5 и шириной 0.1—0.2 см.

С р а в н е н и е. По характеру жилкования ископаемые листья сходны с листьями современных видов *Gouania*, у которых вторичные жилки отходят под острым углом, сильно уменьшающимся к верхушке, расположены параллельно, а интервалы их отхождения от главной жилки кверху постепенно увеличиваются. Вблизи края листа вторичные жилки дуговидно изгибаются, иногда очень круто и идут вдоль него, прежде чем соединиться друг с другом. Базальные жилки у *Gouania* иногда под очень острым углом вильчато разветвляются; на нижнем ответвлении базальной жилки нередко имеются ответвления 2-го порядка. Третичные жилки тонкие, частые, параллельные между собой, но перпендикулярны главной

жилке. Жилки 4-го порядка очень тонкие, извилистые, образуют несколько удлинённые многоугольники.

В ископаемом состоянии *Gouania* описывается впервые. В настоящее время насчитывается до 66 видов *Gouania*, распространенных в тропических районах обоих полушарий за исключением юга центральной части Тихого океана (Suessenguth, 1953). Повсюду представители рода поднимаются в зону субтропиков. Это — прямостоячие или лазающие кустарники, иногда маленькие деревца. Современные виды *Gouania* слабо различаются морфологически, особенно по строению листьев, вследствие чего самостоятельность некоторых видов вызывает сомнение. В Юго-Восточной Азии около 8 видов *Gouania*. Из них наиболее близок нашему виду *G. leptostachya* DC. (экз. А. Henry, Yunnan № 1256, LE) из Юньнани. Листья этого вида отличаются от описанных соотношением длины к ширине; они более широкие, с наибольшей шириной выше основания и обычно внезапно или быстро суживающиеся к верхушке. У *G. leptostachya* вторичные жилки более тесно расположены и отходят по всей длине главной жилки, даже от ее кончика. Этот вид распространен на Филиппинах, о. Новая Гвинея, о. Ява, Малайском архипелаге, Индокитае, Юньнани (Китай), в тропическом поясе Гималаев до Восточной Индии, где поднимается до высоты 1300 м над ур. м. Другим близким видом является *G. napalensis* Wall. из Непала, Сиккима и Юньнани (экз. А. Henry, Yunnan № 2, 366^A, LE). С *G. napalensis* часто сближают *G. javanica* Miq., который имеет примерно такой же ареал, что и *G. leptostachya*. В Юньнани он произрастает в горах до высоты 2800 м над ур. м. Листья этого вида с короткой верхушкой, часто с сердцевидным основанием и несколько иным характером базальных жилок.

Из райчихинских слоев подобные листья под названием *Rhamnus* sp. cf. *rectinervis* Неег были описаны Т. Н. Байковской (1950). Эти отпечатки, хранящиеся в Центральном научно-исследовательском геолого-разведочном музее (колл. № 6540), имеют зубчатый край, а не цельный, как указала Байковская. На одном из них (Байковская, 1950, табл. II, 6) видны ответвления базальных жилок. Ни у *Frangula alnus* Mill. (*Rhamnus frangula* L.), ни у *Rh. dahurica* Pall., с листьями которых Байковская сравнивала исследованные отпечатки, таких ответвлений нет.

Геологическое распространение. Поздний эоцен, райчихинские слои; Амурская область, г. Райчихинск.

Weigela raitschichensis Fedotov sp. nov.⁵

Табл. I, 1—3; табл. II, 7; рис. 2

Г о л о т и п. Колл. 1351, экз. № 1689; Амурская обл., г. Райчихинск; поздний эоцен, райчихинские слои; БИН АН СССР, Ленинград.

И с с л е д о в а н н ы е э к з е м п л я р ы. Райчихинские слои в Амурской обл., карьеры близ г. Райчихинска, два отпечатка листьев с противотпечатками, экз. №№ 1689, 1690а, точка 45.

О п и с а н и е. Отпечаток почти целого листа (изображенный на табл. I, 1), 6.5 см длины и 4.3 см ширины. Лист эллиптический с широко-клиновидным основанием и внезапно суженной, несколько поврежденной короткой верхушкой. Край листа зубчатый, за исключением части основания, где он на расстоянии 2 см от главной жилки цельный. Зубчики косотреугольные, с несколько выпуклой внешней стороной, которая в 2—3 раза длиннее внутренней, обычно вогнутой или прямой. Выемки между зубчиками мелкие, с закругленным или остроугольным дном. На 1 см края листа 5—6 зубчиков. Жилкование перисто-петлевидное. Главная жилка прямая, в основании 1.5 мм толщины, вначале довольно быстро, а затем плавно утончается к верхушке. Вторичные жилки в числе 6 пар отходят от главной под углом 60—70(50—90)°; они попарно сближенные

⁵ Название вида от р. Райчиха.

или очередные, дуговидно изогнутые и искривленные, примерно параллельны друг другу. В 0.2—0.5 см от края вторичные жилки петлевидно соединяются. С внешней стороны петель к краю отходят тонкие ответвления, частью краспедодромные, заканчивающиеся в зубцах, частью теряющиеся в сети мелких жилок. Третичные жилки тонкие; в нижней части листа немного изогнутые или почти прямые, иногда вильчато ветвящиеся, отходят от вторичных под углом, близким к прямому; на 1 см приходится 2—3 жилки. Кверху третичные жилки более частые и сильнее изогнуты, они слабо выделяются среди жилок более высоких порядков; от вторичных жилок отходят под все более острым углом так, что в верхней части они ориентированы по отношению к главной под углом, близким к прямому. Четвертичные жилки образуют сеть неправильных многоугольников с угловатыми или плавно изогнутыми контурами.

Другой отпечаток (экз. № 1690а — табл. I, 2) представляет более крупный лист. Сохранившаяся часть 7.5 см длины и 5.8 см ширины. Предполагаемые размеры листа — 10.5 × 6.2 см. Лист эллиптический с ширококлиновидным или округлым основанием, частью поврежденным. Обломана часть верхушки и часть верхней правой стороны пластинки. На прямой главной жилке с одной стороны ее сохранилось 5 и с другой — 6 вторичных жилок, отходящих под углом 55—80°. Они очередные или почти супротивные, несколько больше изогнуты, чем на предыдущем экземпляре. Между вторичными жилками иногда имеется по одной мелкой промежуточной жилке, теряющейся в сети жилок высоких порядков. Третичные жилки очень тонкие (паутиновидные), по толщине едва выделяются среди четвертичных жилок. От главной жилки они отходят под углом, близким к прямому, от вторичных — чаще под углом 40—70°. Они почти прямые или круто изогнутые, простые или разветвленные и теряются в круто изогнутых четвертичных жилках, образующих сеть крупных и средних пяти- и шестиугольников с плавно изогнутыми, изломанными или почти прямыми сторонами. Жилки более высоких порядков образуют сеть мелких многоугольников.

С р а в н е н и е. Эллиптические очертания листьев, внезапно суживающихся к короткой верхушке, толщина и характер главной и вторичной жилок позволяет отнести эти отпечатки к роду *Weigela*. Третичные жилки у листьев этого рода обычно ориентированы под прямым углом к главной жилке. В нижней части листа они иногда располагаются и под острым углом к главной жилке.

В ископаемом состоянии известна только одна находка листьев *Weigela* — *W. miofloribunda* Endo из неогена Японии (Endo, 1955). Вторичные жилки у единственного экземпляра этого вида отходят от главной под острым углом, более частые, чем у *W. raitschichensis*, и у края листа тесно сближаются. Этим японский вид хорошо отличается от райчихинского. Малое количество отпечатков и их неполная сохранность позволяют лишь наметить сходство с некоторыми современными видами *Weigela*. С ископаемыми листьями наиболее сходны листья *W. florida* (Bunge) DC. из Северо-Восточного Китая (*Diervilla florida* Sieb. et Zucc. Сборы Д. Литвинова. Маньчжурия (Северо-Восточный Китай), № 1842). Но у *W. raitschichensis* шире расставлены вторичные жилки, а третичные в нижней половине у экз. № 1689 расположены под более острым углом к главной жилке, чем у сравниваемых листьев *W. florida*. Подобное расположение третичных жилок можно наблюдать на других листьях *W. florida* из Северо-Восточного Китая. Но сближенность вторичных жилок в основании этих листьев и их отхождение под более острым углом от главной жилки больше отличает эти экземпляры от предыдущих. С *W. raitschichensis* сходен современный вид *W. horttensis* (Sieb. et Zucc.) C. Koch. У этого вида, кроме некоторых отличий листьев по форме и характеру жилкования, более крупные зубцы.

В ископаемом состоянии известны семена *Weigela*. Они встречаются в Северной Евразии с олигоцена по плиоцен от Якутии до Польши (Дорофеев, 1963; Lancucka-Sradoniowa, 1967; Баранова и др., 1967). Ископаемые семена *Weigela* сходны с семенами одного или нескольких современ-

ных видов Восточной Азии. Из миоцена Якутии (Мамонтова гора) описаны семена под названием *W. pulchella* V. Nikitin; их сближают с семенами *W. florida* (Bunge) DC., который по листьям сходен с *W. raitschichensis*.

Распространение. Поздний эоцен, райчихинские слои; Амурская область, г. Райчихинск.

ЛИТЕРАТУРА

- Ахметьев М. А. (1973). Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран и их стратиграфическое значение. Сов. геол., 7.— Байковская Т. Н. (1950). Палеоценовая флора Зее-Буреинской равнины. Вопросы палеонтологии, 1.— Байковская Т. Н. (1956). Верхнемеловые флоры Северной Азии. Палеоботаника, 2.— Баранова Ю. П., И. А. Ильинская, В. П. Никитин, Г. П. Пнева, А. Ф. Фрадкина, Н. Я. Шварева. (1976). Миоцен Мамонтовой горы.— Братцева Г. М. (1969а). Палинологические исследования верхнего мела и палеогена Дальнего Востока. Тр. геол. инст. АН СССР, 207.— Братцева Г. М. (1969б). Споры нового формального рода *Ansaites* из эоцена Дальнего Востока. Палеонтол. ж., 4.— Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока.— Дорофеев П. И. (1963). Третичные флоры Западной Сибири.— Зива М. В. (1969). Палеонтологическая характеристика райчихинских слоев с флорой. В кн.: Биостратиграфия, фауна и флора кайнозоя северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса.— Зива М. В. (1973). Палинологическая характеристика палеогеновых отложений Амуро-Зейской впадины. В кн.: Палинология кайнофита.— Красилов В. А. (1970). Цагая и граница мела и палеогена. В кн.: Материалы по геологии, геохимии и металлогении Дальнего Востока.— Красилов В. А. (1976). Цагайская флора Амурской области.— Криштофович А. Н. (1946). К истории третичного периода Дальнего Востока. Матер. ВСЕГЕИ, общая серия, сб. 7.— Криштофович А. Н. (1952). Флора Райчихи — новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. Бот. ж., 38, 3.— Нарышкина А. М. (1973). К вопросу о границе между меловыми и палеогеновыми отложениями в Кивда-Райчихинском бурогольном месторождении. Сов. геол., 6.— Синицын В. М. (1967). Введение в палеоклиматологию.— Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений.— Федотов В. В. (1973). Новые данные по райчихинской флоре Зее-Буреинской равнины. ДАН СССР, 212, 1.— Федотов В. В. (1974). Палеофлористические комплексы и стратиграфия райчихинского бурогольного месторождения. В кн.: Вопросы биостратиграфии советского Дальнего Востока. Владивосток.— Федотов В. В. (1975). О некоторых теплолюбивых представителях эоценовой флоры Райчихи Амурской области. В кн.: Материалы по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток.— Финько В. И., Заклинская Е. Д. (1958). К вопросу о стратиграфии рыхлых отложений Зейско-Буреинской депрессии. Изв. АН СССР, сер. геол., 2.— Чемяков Ю. Ф., И. И. Сей, М. А. Седова, Л. В. Бурлина. (1960). Стратиграфия рыхлых отложений Амуро-Зейской депрессии. Сов. геол., 2.— Вескер Н. (1960). The Tertiary Mormon creek flora from the upper Ruby River Basin Southwestern Montana. Palaeontographica, B, 107, 4—6.— Chaney R. W. (1940). Tertiary forest and continental history. Bull. Geol. Amer., 51.— Dorf E. (1959). Climatic changes of the past and present. Contribution Mus. Paleontol., Univ. Michigan, 13, 181.— Endo E. (1955). Icones of fossil plants from Japanese Islands.— Lancuska-Srodniowa M. (1967). Two new genera: *Hemiptelea* Planch. and *Weigela* Thunb. in the younger Tertiary of Poland Krakov. Acta Palaeobotanica, 8, 3.— Sanborn E. I. (1937). The Comstock Flora of West central Oregon. In: Eocene Flora of Western America. Carnegie Inst. Washington. Publ., 465.— Suessenguth K. (1953). Rhamnaceae, Vitaceae, Leeaceae. In: Engler A., K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 20.— Tanaï T., K. Huzioka. (1967). Climatic implications of Tertiary floras of Japan. Tertiary correlations and Climatic changes in the Pacific. The 11-th Pacific Sci. Congr. Tokyo, 1966.— Tanaï T., N. Suzuki. (1965). Late Tertiary floras from Northeastern Hokkaido, Japan. Palaeontol. Soc. Japan. Special papers, 10.— Wang Chi-wu. (1961). The forest of China. Mario Moors. Cabot Foundation, Publication Series, 5.

Дальневосточный геологический институт
ДВНЦ АН СССР, Владивосток.

Получено 28 I 1977.

SUMMARY

Three new species of fossil plants — *Aralia amurensis* Fedotov, *Gouania grubovii* Fedotov and *Weigela raitschichensis* Fedotov — have been described, which exhibit close similarity with modern species of the same genera from East Asia — *Aralia mandschurica* Rupr. et Maxim. and *A. elata* (Miq.) Seem., *Gouania leptostachya* DC. and *Weigela florida* (Bunge) DC. The above species do not pertain to the eocene flora of Raitschicha which presents a specific developmental period of the Far East tertiary floras, coinciding with maximal shift of the moderate thermal zone of vegetation northward.

УДК 582+576.312.37] 582.572.2 (47+57)

Н. Д. Агапова

ЦИТОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
ЕВРОПЕЙСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА
ORNITHOGALUM L. (СЕМ. *LILIACEAE*) ФЛОРЫ СССР

I. ПОДРОДЫ *BERYLLIS* (SALISB.) BAKER И *MYOGALUM* (LINK)
PETERM.

N. D. AGAPOVA. CYTOSYSTEMATIC INVESTIGATION OF EUROPEAN
REPRESENTATIVES OF THE GENUS *ORNITHOGALUM* L. (FAM. *LILIACEAE*)
OF THE U. S. S. R. FLORA I. SUBGENERA *BERYLLIS* (SALISB.) BAKER
AND *MYOGALUM* (LINK) PETERM.

Приведены результаты цитотаксономического исследования 5 видов рода *Ornithogalum*, относящихся к двум под родам — *Beryllis* (Salisb.) Baker и *Myogalum* (Link) Peterm. Характеристика видов дана в ключе. Изучены хромосомы соматических и гаплоидных наборов. Сделан анализ кариотипов, представлены кариограммы. Установлены следующие хромосомные числа: *O. ponticum* Zahar. — $2n=16$, 18 ($n=8$, 9), *O. flavescens* Lam. $2n=16$ ($n=8$), *O. fischeranum* Krasch. — $2n=22$ ($n=11$), *O. arcuatum* Stev. — $2n=32$ ($n=16$), *O. boucheanum* (Kunth) Aschers. — $2n=28$ ($n=14$). Впервые описаны кариотипы *O. fischeranum* и *O. boucheanum*. Все виды, за исключением последнего, являются диплоидными.

Данное исследование было предпринято в связи с обработкой рода *Ornithogalum* для «Флоры европейской части СССР» (данные еще не опубликованы). На территории европейской части СССР род *Ornithogalum* представлен видами, относящимися к трем под родам системы Бейкера (Baker, 1873) — *Beryllis* (Salisb.) Baker, *Myogalum* (Link) Peterm. и *Ornithogalum* (= *Heliocharmos* Baker).

Согласно новой системе Захариади (Zahariadi, 1965), под род *Beryllis* делится на 2 под рода — *Beryllis* (3 секции) и *Eustachys* (Salisb.) Zahar., типовой под род *Ornithogalum* — на 6 под родов (12 секций), а под род *Myogalum* сохраняется в прежнем ранге.

Отдавая должное системе Захариади, который скрупулезно исследовал обширный живой материал и привлек много новых, ценных для таксономии признаков, мы, однако, считаем более правильным рассматривать выделенные им под роды как более мелкие подразделения в границах под родов Бейкера.

По нашему мнению, три под рода Бейкера, упомянутые выше, хорошо различаются по следующим основным признакам:

I. ХАРАКТЕР СОЦВЕТИЯ

Beryllis — соцветие — удлиненная кисть, цветоножки равной длины.

Ornithogalum — соцветие — щитковидная или укороченная кисть, нижние цветоножки длиннее верхних.

Myogalum — соцветие — односторонняя кисть, цветоножки равной длины, короткие (равны цветкам или короче).

При этом соцветия у представителей под родов *Beryllis* и *Ornithogalum* существенно различаются на ранней стадии развития — у первого под рода соцветие в этот период напоминает колос (бутоны прикрыты каж-

дый своим прицветником), у второго — похоже на почку, так как заключено в два нижних прицветника (Агапова, 1977).

II. ХАРАКТЕР ЦВЕТКА

Beryllis — цветки звездчато-распростертые, доли околоцветника белые, иногда желтоватые или желто-зеленоватые, с узкой (не шире 2 мм) зеленой полоской, иногда с неясным контуром, изредка она слабо выражена — почти отсутствует.

Ornithogalum — цветки звездчато-распростертые, белые, снаружи с широкой зеленой полосой, оставляющей по краю белую кайму.

Myogalum — цветки колокольчатые, доли околоцветника белые, серовато-серебристого оттенка, с сизовато-зеленой широкой полосой снаружи.

Новые признаки (Zahariadi, 1965) дают дополнительную характеристику этих подродов, представленную в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1
Сопоставление признаков трех подродов *Ornithogalum*

Подрод	Длительность жизни луковицы	Завязь и коробочка	Тип прорастания
<i>Beryllis</i>	2—3 годовых цикла	С тремя округлыми ребрами	Надземный
<i>Myogalum</i>	То же	С шестью округлыми ребрами	Тот же
<i>Ornithogalum</i>	1 годовой цикл	С тремя или шестью округлыми или крыловидными ребрами	Надземный или подземный

Подрод *Ornithogalum*, несмотря на разнообразие признаков (листья с белой полосой и без нее, различная форма завязи и коробочки, соцветия, плодоножек, вариации в строении оболочки семени, разная морфология луковицы, наличие двух типов прорастания), представляется нам единой группой. Этот подрод — самый молодой в филогенетическом отношении (Feinbrun, 1941) — обладает признаками, эволюционно более продвинутыми, чем другие подроды. Такими признаками являются следующие: меньшие размеры растения, меньшее число цветков в соцветии, ускорение смен поколений — смен луковиц (Хохряков, 1975). Представители этого подрода более приспособлены к разнообразным условиям существования (высокогорья, аридные области и зоны и т. д.), так как имеют более короткий период вегетации.¹ Вероятно, с этим связано проникновение некоторых видов за пределы Средиземноморской области, например в среднюю и северную Европу.

Таким образом, на данном этапе изучения рода нам кажется целесообразным использование деления Бейкера с учетом надвидовых категорий Захариади в рамках бейкеровских подродов.

Кариологические исследования видов *Ornithogalum* начались еще в 20-е годы (Делоне, 1925; Heitz, 1926; Sprumont, 1928). Этот род заинтересовал многих исследователей (Nakajima, 1936; Neves, 1952, и др.) и продолжает привлекать внимание до настоящего времени (Czapik, 1965; Cullen, Ratter, 1967; Lungeanu, 1971a, б, 1972, и др.).

Многочисленные исследования обнаружили разнообразную и сложную кариологическую дифференциацию внутри рода — наличие разных основных и соматических чисел и внутривидовой кариотипической изменчивости (которая выражается как в изменении хромосомных чисел

¹ Как уже указывалось (Агапова, 1977), при формировании пыльцы мейоз у видов этой группы происходит в луковице, митозы проходят быстро, с незначительными различиями во времени между цветками одного соцветия.

за счет полиплоидии, полисомии и В-хромосом, так и в изменении морфологии хромосом благодаря перестройкам). В связи с этим следует изучать кариотип вида по возможности на большом материале и из разных точек ареала.

Большинство видов характеризуется определенным кариотипом, который может служить важным дополнительным таксономическим признаком (Агапова, 1966, 1967а, б, 1974). В некоторых случаях внутривидовая кариотипическая изменчивость помогает выявлению «скрытых» видов или внутривидовых подразделений (Czapik, 1965). Поэтому для более полной характеристики вида мы изучали не только число, но и морфологию хромосом.

Материал и методика

Основное внимание уделялось изучению признаков на живом материале (Агапова, 1966). Коллекция живых растений на экспериментальном участке группы биосистематики и в оранжерее Ботанического института АН СССР им. В. Л. Комарова (БИН АН СССР) была создана в основном в результате наших сборов в природе. Материал (луковицы) был собран на территории Украинской ССР (Крым, 1970 г.; Львовская обл., 1971 г.), Ставропольского края, РСФСР (1970 г.) и Молдавской ССР (1971 г.). При этом нам оказали помощь К. Р. Витко, В. Н. Кононов, Э. Товт, В. В. Скрипчинский. Кроме того, луковицы некоторых видов были собраны по нашей просьбе О. И. Захарьевой, Е. В. Мордак, Л. И. Свешниковой, И. Г. Зозом и О. Фокиной. Всем упомянутым лицам выражаю благодарность.

Был изучен также гербарный материал БИН АН СССР (LE), Ленинградского университета, Института ботаники АН УССР в Киеве (KW), Львовского университета (LW), Львовского исторического музея (LWD), Ужгородского университета, Никитского ботанического сада, Кишиневского университета, Гербария АН Молдавской ССР, Берлинского ботанического музея (B), Флорентийского университета (FI), Института ботаники в Коимбре, в Португалии (COI), Университета в Иерусалиме (HUJ), Парижского национального музея естественной истории (P), Института биологии Трояна Савулеску в Бухаресте (BUCA), Института ботаники Академии наук Польши (KRA).

У большинства видов определено число хромосом и изучен кариотип. Хромосомы исследованы в клетках кончиков корней на давленных препаратах по описанной ранее методике (Агапова, 1974). Кроме того, изучены хромосомы гаплоидного набора в метафазе митоза микроспор (Агапова, 1974). У видов подрода *Beryllis* кариограммы построены в результате измерений хромосом гаплоидного набора для удобства сравнения с ранее изученными кариотипами видов этой группы (Агапова, 1966, 1967а).

Часть цитологических препаратов приготовлена Е. А. Земсковой, которой выражаю благодарность за помощь.

Результаты исследования

1. Подрод *Beryllis* (Salisb.) Baker.

1872, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 13 : 260, 273. — *Beryllis* Salisb. 1866, Gen. Pl. Fragm. : 33. — *Ornithogalum* L. sect. *Beryllis* (Salisb.) Benth. 1883, in: Benth. et Hooker f. Gen. Pl. 3 : 816.

Растения высокие — 20—30 (100) см. Луковица состоит из свободных чешуй 2—3 годовых циклов и почки возобновления. Листья одноцветные, короче соцветия. Соцветие — многоцветковая (до 80—100 цветков) цилиндрическая кисть. Доли околоцветника белые или желтовато-зеленоватые, с узкой (до 2 мм) зеленой полоской снаружи. Тычиночные нити простые, наверху заостренные. Цветоножки в конце цветения прижаты к оси соцветия или дуговидно отстоят. Коробочка овально-яйцевидная или пирамидальная, с тремя тупыми ребрами. Семена неправильной

формы, угловатые, с гранями или овально-яйцевидные; почти черные. Строение оболочки семени только одного типа — наружная стенка эпидермы кутинизирована. Прорастание надземное.

Тип: *O. pyrenaicum* L.

КЛЮЧ

1. Доли околоцветника внутри белые, узкая зеленая полоска снаружи имеет четкие границы 2.
- + Доли околоцветника внутри желтоватые или желтовато-зеленоватые, зеленовато-бурая полоска снаружи имеет нечеткие (размытые) границы 4.
2. Соцветие рыхлое, из (15) 22 (28)² цветков. Узкая зеленая полоска с наружной стороны долей околоцветника заметна в верхней части, реже — отсутствует. Цветоножки удлиненные — (1.7) 2.9 (4.5) см, при плодах дуговидно отстоящие. Семена мелкие, яйцевидные 5. *O. arcuatum*.
- + Соцветие густое, многоцветковое, из 17—56 цветков. Зеленая полоска четко выражена по всей длине долей околоцветника. Цветоножки короче, при плодах прижаты к оси соцветия. Семена неправильной формы, с гребнями и гранями 3.
3. Доли околоцветника снаружи с узкой зеленой полоской. Прицветники без заметных жилок. Цветоножки (1.8) 2.4 (3.0) см дл. Листья сизые или сизоватые 1. *O. ponticum*.
- + Доли околоцветника снаружи с темно-зеленой полоской, с узким окаймлением желтоватого цвета. Прицветники с заметными жилками. Цветоножки 1.4—2.0 см дл. Листья сверху светло-зеленые, снизу темно-зеленые 2. *O. melancholicum*.
4. Доли околоцветника узколанцетовидные, сильно суженные при основании. Число цветков 13—19 (до 28). Цветоножки в конце цветения прижаты к оси соцветия 3. *O. flavescens*.
- + Доли околоцветника широкояйцевидные или эллиптические, внешне заостренные, белые, с узкой зеленой или бледно-зеленой полоской снаружи (в гербарии желто-бурой, без ясного контура). Соцветие малоцветковое — из 8—12 (19) цветков. Цветоножки в конце цветения слегка дуговидно отстоящие или прижатые к оси соцветия 4. *O. fischerianum*.

Принимая группу *Beryllis* (точнее, средиземноморскую ее часть) в ранге подрода, мы соответственно рассматриваем выделенные Захариади (1965) подроды в ранге секций:

Секция *Beryllis* (Salisb.) Benth. 1883, in: Bentham et Hooker f. Gen. Pl. 3 : 816.

Тип: *O. pyrenaicum* L.

Цветоножки прижаты к оси соцветия, семена неправильной формы, с гребнями и гранями, луковичи съедобные.

Секция *Eustachys* (Zahar.) Agar. 1967, Бот. ж. 52, 12 : 1750.

Тип: *O. arcuatum* Stev.

Цветоножки в конце цветения дуговидно отстоящие, семена овально-яйцевидные, луковичи горькие.

Что касается трех секций, выделенных Захариади в подроде *Beryllis*, то их можно было бы рассматривать соответственно в ранге подсекций.

П о д с е к ц и я *Involuta* (Zahar.) Agar. Доли околоцветника бело-зеленоватые, желтовато-зеленоватые или желтоватые, зеленая полоска снаружи с нечетким контуром. Чешуи луковичи рассечены до основания (*O. flavescens*).

² Количество цветков указано по результатам изучения растений одной популяции единственного известного для европейской части СССР местообитания (г. Старый Крым). Северокавказские популяции имеют несколько иные количественные показатели.



Рис. 1. Цветок *Ornithogalum fischeranum* Krasch., $\times 2.5$.

Подсекция *Galactea* (Zahar.) Agar. Доли околоцветника молочно-белые, зеленая полоска снаружи с четким контуром. Чешуи луковичы рассечены до основания (*O. ponticum*).

Подсекция *Albedo* (Zahar.) Agar. Доли околоцветника белые (как указал Захариади, 1965, без зеленой полоски снаружи), с бледно-зеленой полоской снаружи (*O. fischeranum*, рис. 1).

Вероятно, последний признак недостаточно постоянен и может варьировать внутри вида (*O. fischeranum* — единственный представитель подсекции), как и некоторые другие признаки, характеризующие эти 3 группы (Zahariadi, 1965). Например, признак «доли околоцветника охватывают или не охватывают молодую коробочку» не всегда выдержан внутри вида. Относительная длина столбика и завязи меняется в зависимости от стадии цветения.

Сходство подсекции *Albedo* с секцией *Eustachys*, помимо строения луковичы, выражается также в пирамидальной форме коробочки с тремя глубокими ребрами, иногда — в дуговидно отстоящих цветоножках. При этом семена у *O. fischeranum* с гребнями и гранями, как у других видов секции *Beryllis*.

Неясно положение *O. melancholicum* — вида, по-видимому, близкого *O. ponticum*. Из-за невозможности сбора живого материала по этому виду некоторые существенные для систематики признаки пока неизвестны.

Определение материала по видам подрода *Beryllis* в гербарии осложняется иногда не только изменением окраски долей околоцветника, но и неясно выраженной формой и ориентацией цветоножек в конце цветения. По нашим наблюдениям (на коллекционном участке), этот обычно четкий признак не проявляется, когда плоды не завязываются. В этом случае цветоножки не прижаты к оси соцветия (что характерно для видов секции *Beryllis*) и не отстоят дуговидно (секция *Eustachys*), а часто остаются восходящими или отгибаются вниз.

1. *O. ponticum* Zahar. 1965, Rev. Roum. Biol. Bot. 10, 4: 290, p. p.

Описан из Грузии («Caucasus, Tbilisi»). Тип в Румынии (BUCA).

Распр. в европ. части СССР: Крым. На каменистых и известняковых склонах, на опушках дубовых, буковых, сосновых лесов, на полях, степных участках; часто. Общ. распр.: Кавказ, Малая Азия. Цв. VI—VII.

Широко распространен по всему Кавказу, полиморфен. Характерны изменчивость по многим количественным признакам (размеры соцветия, долей околоцветника, число цветков, ширина зеленой полоски и др.) на уровне популяций и рас, а также кариотипическая изменчивость (Агапова, 1966). Описаны подвиды и разновидности (Zahariadi, 1965). По мнению Захариади (1965), в Крыму произрастает var. *iphigeniae* Zahar. Мы понимаем этот вид широко, не выделяя в крымском материале подвидовых категорий.

Изученные образцы: первый образец, 2 растения, посевной № 207, Крым, Планерское (бывш. Коктебель), VI 1970, Н. Агапова, $2n=16$, $n=8$ (рис. 2, а); второй образец, 3 растения, посевной № 187, Крым, Ялта, Штангеевская тропа, VI 1970, Н. Агапова, $2n=18$, $n=9$ (рис. 2, б).

Характеристика кариотипов обоих образцов представлена на кариограммах (рис. 3, а, б) и в табл. 2. Хромосомы гаплоидного набора субметацентрические, за исключением спутничной хромосомы, четвертой по величине, акроцентрической (близка к телоцентрической). Второй об-



Рис. 2. Хромосомы гаплоидного набора *Ornithogalum ponticum* Zahar.

а — $n=8$, б — $n=9$.

Рис. 3. Кариограммы гаплоидного набора *Ornithogalum ponticum* Zahar.

а — $n=8$, б — $n=9$.

разец отличается лишней парой коротких хромосом в соматическом наборе или одной хромосомой в гаплоидном наборе. Спутник длинный, превышает по длине половину большего плеча хромосомы. Такой тип спутника обнаружен нами ранее (Агапова, 1966, 1967а) в наборе у *O. ponticum* Zahar. ssp. *obconicum* Zahar., распространенного в Южном Закавказье (Армения) и, по-видимому, в Малой Азии; о наличии его в последнем районе можно судить по гербарным образцам, процитированным в работе Калена и Рэтера (Cullen, Ratter, 1967) и изученным нами и по кариотипу, приведенному этими авторами для *O. pyramidale* L.

ТАБЛИЦА 2

Размеры хромосом (в мкм) гаплоидного набора *Ornithogalum ponticum* Zahar.

Хромосомы	$n=8$ (Планерское)			$n=9$ (Ялта, Штангеевская тропа)		
	длины плеч	общая длина хромосомы	F %	длины плеч	общая длина хромосомы	F %
I	6.03+3.14	9.17	34.17	5.78+3.03	8.81	34.39
II	5.39+2.67	8.06	33.12	5.39+2.39	7.78	30.71
III	5.10+2.60	7.70	33.76	4.89+2.53	7.42	34.09
IV	3.71+0.53	4.24	12.50	3.78+0.35	4.13	8.47
	(+2.14)	(6.38)		(+2.03)	(6.16)	
V	3.74+1.78	5.52	32.24	3.71+1.64	5.35	30.65
VI	3.07+1.82	4.89	37.21	2.89+1.74	4.63	37.58
VII	2.74+1.74	4.48	38.83	2.21+1.60	3.81	41.98
VIII	2.21+1.35	3.56	37.92	2.07+1.28	3.35	38.32
IX	—	—	—	1.78+1.03	2.81	36.65

Примечание. Здесь и в табл. 4 в скобках указана длина хромосомы с учетом длины спутника, а в скобках со знаком плюс — длина спутника.

Среди видов этого подрода и секции *Beryllis* такой же спутник имеется в наборе *O. pyrenaicum* L. (Neves, 1952) с территории западной Европы.

Число хромосом $2n=18$ определено для *O. ponticum* Лунгану (Lungeanu, 1971б) на материале из Никитского ботанического сада (табл. 3).

2. *O. melancholicum* Klok. ex A. Krasnova 1971, Укр. бот. ж. 28:651, с рисунком типа — *O. melancholicum* Klok. ex Bordz. 1950, Фл. УРСР, 3:221, nom. nud.

Описан с юга Украины («Запоризька обл., Бердяньский р-н, окол. Бердяньска, Макорти»). Тип в Киеве (KW).

Распр. в европ. части СССР: Западн. р-н европ. части (Причерн. — Бердяньск, Макорты). Эндем. На степных глинистых склонах. Не исключено, что этот вид является только локальной популяцией с признаками, уклоняющимися (в пределах внутривидовой изменчивости) от широко распространенного в Крыму *O. ponticum*. Мы наблюдали в Планерском экземпляры последнего с желтоватой окраской по краям зеленой полоски снаружи долей околоцветника. По-видимому, указанное И. Ф. Шмальгаузен (1895—1897) местонахождение близ Мариуполя (теперь Жданов) для *O. narbonense* L. (под этим названием чаще всего приводился *O. ponticum*) относится к *O. melancholicum*.

3. *O. flavescens* Lam. 1778, Fl. Frans. 3:277, tab. 232, fig. 2. — Краш. 1935, Фл. СССР 4:390.

ТАБЛИЦА 3
Числа хромосом европейских видов флоры СССР *Ornithogalum* L.
(подроды *Beryllis* и *Myogalum*)

Вид	2n	Количество изученных образцов	Место сбора материала	Автор
<i>O. ponticum</i>	18	—	Ялта, Бот. сад (культивир.)	Lungeanu (1971б)
	18	3	Крым, Ялта, Штангеевская тропа	Н. Агапова
	16	2	Крым, Планерское (Коктебель)	» »
<i>O. ponticum</i> Zahar. ssp. <i>obconicum</i> Zahar.	16	—	Армянская ССР, Джрвеж, Арагац, Сарай-булах	Агапова (1966)
<i>O. ponticum</i> Zahar. ssp. <i>ponticum</i> Zahar.	24	—	Грузинская ССР, Мцхета, Цалка, Боржомское ущелье	» »
<i>O. flavescens</i> Lam.	16	2	Гетеборг, Бот. сад	Neves (1952)
	16	1	Женева, Бот. сад	» »
	17	2	Рига, Бот. сад	» »
	24	1	» » »	» »
	16	—	Италия	Chiappini (1968)
	16	—	»	Chiappini, Scrugli (1972)*
	16	—		Garbari, Tornadore (1970)
	16	3	Крым, Ялта, Штангеевская тропа	Н. Агапова
	18	1	Турция	Cullen, Ratter (1967)
<i>O. fischeranum</i> Krasch.	18	—	Румыния	Lungeanu (1971a)
	22	4	Окрестности г. Уральска	Н. Агапова
	24	—	Украинская ССР, заповедник «Каменные могилы»	Lungeanu (1971б)
<i>O. arcuatum</i> Stev.	32	—	—	Neves (1950)
	32	—	Кавказ, Пятигорск	Агапова (1967a)
	32	4	Крым, г. Старый Крым	Н. Агапова
	34	—	—	Делоне (1926)
	36	—	Новороссийск	Lungeanu (1971б)
<i>O. boucheanum</i> (Kunth) Aschers.	28	—	—	Lauber (1947)
	28	—	Румыния	Lungeanu (1971a)
	28	2	Молдавская ССР, Бульбоки	Н. Агапова

* Эти авторы рассматривают *O. flavescens* как подвид *O. pyrenaicum* L.

Описан из Франции («dans les environs de Paris»).

Распр. в европ. части СССР: Западн. р-н³ (Молд. ССР: Страшенский р-н, с. Скорены × Каприяны, с. Лозово; Дондюшанский р-н, с. Арконешты); Крым. На сухих каменистых склонах, у дорог, в грабово-дубовых лесах: Общ. распр.: Атл. Евр., Средиз. Цв. V—VI.

Изученный образец: 3 растения, посевной № 190, Крым, Ялта, Штангеевская тропа, V 1970, Н. Агапова, 2n=16, n=8 (рис. 4, а; 5, а).

Размеры хромосом гаплоидного набора представлены в табл. 4. Хромосомы субметацентрические, за исключением акроцентрической спутниковой, шестой по величине. Спутник равен по диаметру поперечнику хромосомы.

Хромосомные числа 2n=16, 17, 24 (табл. 3) определены Невесом (Neves, 1952), изучившим кариотип этого вида на материале из ботанических садов. Судя по рисункам и описаниям, представленным в его работе, по

³ Районы указаны в соответствии с «Флорой европейской части СССР» (т. 1, 1974).

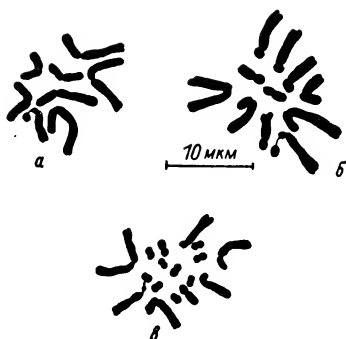


Рис. 4. Хромосомы гаплоидного набора трех видов рода *Ornithogalum*.

a — *O. flavescens* Lam. $n=8$, *б* — *O. fischeranum* Krasch., $n=11$, *в* — *O. arcuatum* Stev., $n=16$.

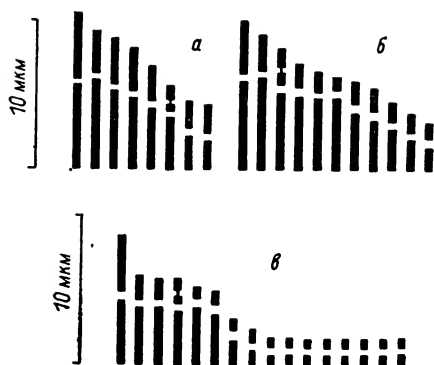


Рис. 5. Кариогаммы гаплоидного набора трех видов *Ornithogalum*.

a — *O. flavescens* Lam., *б* — *O. fischeranum* Krasch., *в* — *O. arcuatum* Stev.

кариотипу *O. flavescens* почти полностью идентичен *O. pyrenaicum*. На этом основании Невес относит *O. flavescens* в синонимы *O. pyrenaicum*. Однако по данным других авторов (Cullen, Ratter, 1967; Chiappini, 1968; Garbari, Tornadore, 1970) и результатам нашего исследования, по кариотипу *O. flavescens* значительно отличается от *O. pyrenaicum*. Возможно, Невес имел дело с неверно определенным материалом, но не исключено также, что оба этих вида обладают значительной кариотипической изменчивостью.

4. *O. fischeranum* Krasch. 1935. Фл. СССР 4: 392. — *O. brachystachys* Fisch. 1812: 9, nom. nud. non C. Koch.

Описан из южной России («in Rossia australi pr. Saratow»). Тип в Ленинграде (LE).

Распр. в европ. части СССР: Центр. р-н (Волж.-Дон.: Воронежская обл., «Каменная степь»; Саратовская обл., Хвалынский; Самарская обл.); Западн. р-н (Днепр.: Днепропетровск; Причерн.: Донецкая обл., «Каменные могилы»; Херсонская обл.); Вост. р-н (Нижн.-Дон.: ст. Иловлинская; Заволж.: Саратовская обл., Оренбургская обл.; Ниж.-Волж.: Волгоградская обл., Западно-Казахстанская обл.). Общ. распр.: Зап. Сиб. (Омская обл.), Сев. и Зап. Казахстан. В полынных глинистых и солонцеватых степях, обычен. Цв. V—VI.

Изученный образец: 4 растения, посевной № 295, окрестности г. Уральска, 1971, О. Фокина, $2n=22$, $n=11$ (рис. 4, б; 5, б). Размеры хромосом гаплоидного набора показаны в табл. 4. 8 хромосом набора субметацентрические, 3 (в их числе спутничная) — акроцентрические. Спутник такого же типа, как у предыдущего вида.

Число хромосом $2n=24$ у этого вида определено Лунгану, (Lungeanu, 1971б) у образцов с территории СССР (табл. 3). По-видимому, число хромосом у *O. fischeranum* варьирует за счет полисомии самых малых хромосом набора, как это указывалось для других видов этого рода (Cullen, Ratter, 1967; Агапова, 1974).

5. *O. arcuatum* Stev. 1829, Mem. Soc. Nat. Mosc. 7: 271. — Крaш. 1935, Фл. СССР 4: 391.

Описан из окрестностей Пятигорска («habitat in graminosis apricis circa Caucasi cisalpinii montem «Beschtau»).

Тип в Ленинграде (LE).

Распр. в европ. части СССР: Крым (г. Старый Крым). Общ. распр.: Кавказ (Предкавказье). Эндем. На лесных опушках. Цв. VI.

Этот вид приводили для Крыма некоторые авторы (Шмальгаузен. 1895—1897; Федченко, Флеров, 1910; Вульф, 1930). Последний ссылался на сборы В. Андреева (Симферополь) и М. Котова (Сиваш-Чонгар), однако

ТАБЛИЦА 4

Размеры хромосом (в мкм) гаплоидных наборов трех видов рода *Ornithogalum* L.

Хромосомы	<i>O. flavescens</i> Lam., n = 8			<i>O. fischerianum</i> Krasch., n = 11			<i>O. argutum</i> Stev., n = 16		
	длина плеч	общая длина хромосомы	F %	длина плеч	F %	общая длина хромосомы	длина плеч	общая длина хромосомы	F %
I	5.70+4.51	10.21	44.17	6.01+4.78	10.79	44.30	4.35+3.91	8.26	47.33
II	6.03+2.82	8.85	31.86	6.30+2.46	8.76	28.08	3.91+1.74	5.65	30.79
III	5.27+3.15	8.42	37.41	5.29+0.79 (+1.30)	6.08 (7.38)	12.99	3.91+1.52	5.43	27.99
IV	4.99+2.82	7.81	36.09	5.07+1.81	6.88	26.30	3.69+0.43 (+0.86)	4.12 (4.98)	10.43
V	4.23+2.26	6.49	34.82	4.93+1.52	6.45	23.56	3.91+0.86	4.77	18.02
VI	3.67+0.43 (+1.02)	4.10 (5.12)	10.48	4.99+1.00	5.99	16.69	3.48+1.08	4.56	23.69
VII	2.39+2.01	4.40	45.68	3.98+1.66	5.64	29.43	1.74+0.86	2.60	33.07
VIII	2.04+1.98	4.12	48.05	3.48+1.73	5.21	33.20	0.98+0.98	1.96	50.00
IX	—	—	—	2.89+1.52	4.41	34.46	}	1.3—1.5	~50.00
X	—	—	—	2.09+1.44	3.53	40.79		1.3—1.5	
XI	—	—	—	1.59+1.30	2.89	44.98		1.3—1.5	
XII—XVI	—	—	—					1.3—1.5	

в гербариях Института ботаники АН УССР и Никитского ботанического сада этих образцов нет, поэтому Л. А. Привалова (1959) не включила *O. arcuatum* в список крымских видов. Единственное известное достоверное местообитание в Крыму — Старый Крым, лес у армянского монастыря, VI 1970, Н. Агапова.

Изученный образец: 4 растения из цитированного выше пункта, посевной № 117, $2n=32$, $n=16$ (рис. 4, в; 5, в). Размеры хромосом даны в табл. 4. В гаплоидном наборе 6 длинных хромосом, из них 3 акроцентрических, в том числе спутничная, и 10 коротких.

Числа хромосом у *O. arcuatum* определялись разными исследователями (табл. 3) — $2n=32$, 34, 36. Различия в числе, видимо, объясняются полисомией самых малых хромосом набора. Кариотип образца из г. Старый Крым отличается по морфологии отдельных хромосом от изученного нами ранее цитотипа этого вида из Пятигорска (Агапова, 1967а) с тем же числом 32. Очевидно, перестройки у этого вида встречаются часто, но общий характер кариотипа — резкое деление его на длинные и короткие хромосомы (бимодальный кариотип по Стеббинсу — (Stebbins, 1971), судя по литературным и нашим данным, сохраняется.

II. Подрод *Myogalum* (Link) Peterm.

1849, Deutschl. Fl. : 581. — Baker, 1872, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 13 : 260, 272. — *Myogalum* Link, 1829, Handb. 1 : 164. — *Ornithogalum* L. sect. *Myogalum* (Link) Benth. 1883, in: Bentham et Hooker f. Gen. Pl. 3 : 816; Краш. 1935, Фл. СССР 4 : 393, ut sect. *Myogalum* Baker.

Растения до 50 см высотой. В луковице имеются свободные чешуи двух годовых циклов и почка возобновления. Листья плосковато-желобчатые, с продольной светлой полосой. Соцветие — удлинённая односторонняя кисть. Цветки колокольчатые, крупные (доли околоцветника до 2 см дл.), поникающие. Доли околоцветника внутри белые, снаружи с широкой зеленой полосой, оставляющей по краю беловатую кайму. Тычиночные нити лепестковидные, с двумя зубцами по обоим сторонам пыльника. Цветоножки короткие, почти равны цветкам, при плодах отогнуты вниз. Коробочка овальная, крупная, с шестью слабо выраженными ребрами. Семена овально-яйцевидные. Оболочка семени с кутинизированным верхним слоем субэпидермального происхождения. Прорастание надземное.

Тип: *O. nutans* L.

Подрод исключительно средиземноморский, олиготипный (известно не более 5 видов). Благодаря специфичности морфологии (тип соцветия, строение тычиночной нити и пр.) некоторые авторы рассматривают этот подрод в ранге самостоятельного рода (Garbari, Tornadore, 1972).

Встречающийся в СССР *O. boucheanum* очень близок европейскому виду *O. nutans*. Некоторые авторы (Markgraf, 1932) считают *O. boucheanum* его подвидом. Фактически *O. boucheanum* отличается от *O. nutans* наличием зубца на внутренней срединной пластинке, перпендикулярной к плоскости тычиночной нити (по крайней мере у тычинок внутреннего круга). Количественные признаки этих видов перекрываются. Например, по данным Захариади (1966), ширина листа у *O. nutans* (6) 10—15 мм, число цветков — 3—12, у *O. boucheanum* соответственно (3.5) 5—25 мм и 5—20. Кроме того, по данным этого автора у *O. boucheanum* прицветники иногда короче цветоножек, а завязь длиннее столбика (последний признак зависит от фазы цветения).

На территории УССР возможно нахождение *O. nutans* в садах в одичавшем состоянии. Указание на произрастание *O. boucheanum* в Крыму требует проверки. Цитированный Вульфом (1930) образец из Симферополя (сад, имение Стевена) может быть одичавшим садовым экземпляром.

6. *O. boucheanum* (Kunth) Aschers. 1866, Österr. Bot. Zeitschr.

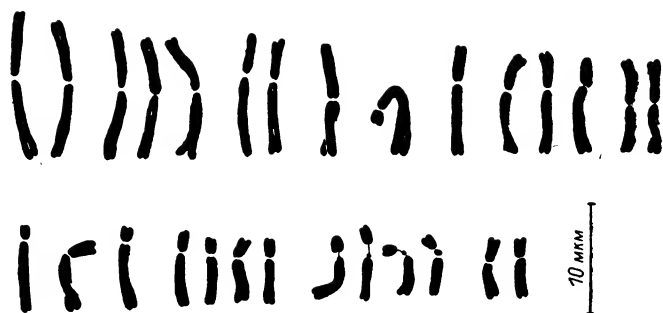


Рис. 6. Соматические хромосомы *Ornithogalum boucheanum* (Kunth) Aschers. $2n=28$.

16 : 192; id. 1866. Verhandl. Bot. Vereins : 11—13. — *Myogalum boucheanum* Kunth, 1843. Enum. Pl. 4 : 348. — Краш. 1935, Фл. СССР 4 : 393.

Происхождение неизвестно («Patria ignota»).

Распр. в европ. части СССР: Западн. р-н (Карп.: Закарпатская обл., Мукачевский р-н; Днепр.: Каменец-Подольская, Киевская, Кировоградская, Полтавская, Харьковская, Днепропетровская, Ворошиловградская области; Молд. ССР: Вулканештский р-н, совхоз «Чумай», Кислица-Прут; Новоанненский р-н, Бульбоки; Измаильский р-н Одесской области, Татарбунары, Канаклия × Измаил, Болград; Причерн.). Общ. распр: Ср. Евр., Атл. Евр., Средиз. (страны Балканского п-ва), Малая Азия. На опушках дубовых лесов, акациевых насаждений, в кустарниках, по долинам рек. Цв. IV—V.

Изученный образец: 2 растения, посевной № 290, Молдавская ССР, Бульбокский р-н, Бульбоки, V 1971, В. Н. Кононов, Н. Д. Агапова, $2n=28$, $n=14$.

Соматические хромосомы показаны на рис. 6 (одна из изученных пластинок). Достоверно идентифицировать хромосомы оказалось невозможным, поэтому средние размеры не вычислялись. Имеется сходство в пределах групп по 3—4 хромосомы, в частности в наборе 4 спутничных хромосомы. Видимо, это тетраплоидный набор на базе $x=7$, в котором имеются перестройки. Вероятно, происходят нарушения мейоза и митоза в пыльце, так как при одном и том же числе $n=14$ в пластинках присутствуют разные типы хромосом (рис. 7, а, б).

Определенное нами число $2n=28$ согласуется с литературными данными (табл. 3); диплоидные растения пока неизвестны. У близкого вида *O. nutans* с тем же основным числом $x=7$, судя по исследованиям ряда авторов, имеется внутривидовая полиплоидная серия — от диплоидов с $2n=14$ и 15 (Cullen, Ratter, 1967), до тетраплоидов с $2n=28$, 32 (Heitz, 1926), $2n=30$ (Nakajima 1936) и гексаплоидов — $2n=42$ (Lauber, 1947; Neves, 1952). Обнаружены и гипогексаплоидные растения — $2n=40$, 41 (Cullen, Ratter, 1967). Число $2n=16$ (Sprumont, 1928) дает основание предполагать возможность существования еще одного основного числа — 8 (Cullen, Ratter, 1967).

Обсуждение

Изучены кариотипы четырех видов подрода *Beryllis* (кроме *O. melancholicum*), встречающихся в европейской части СССР. Все эти виды являются диплоидными. Совершенно необоснованно мнение Лунгяну (1972),



Рис. 7. Хромосомы гаплоидного набора *Ornithogalum boucheanum* (Kunth) Aschers.

а, б — $n=14$.

что *O. ponticum* и *O. flavescens* с $2n=18$ являются триплоидами, *O. fischeranum* с $2n=24$ — тетраплоидом, а *O. arcuatum* с $2n=32$ — гексаплоидом на базе основного числа $x=6$. Поскольку (как указано выше) кариологическая дифференциация внутри рода разнообразна и сложна, судить об основном числе, исходя из хромосомных чисел, без анализа кариотипа невозможно.

В средиземноморской части подрода *Beryllis* $x=6$ пока неизвестно. У южноафриканских представителей подрода *Beryllis* обнаружены основные числа $x=6$, 5 и 3 (Sato, 1942; Quintanilha, Cabral, 1947; Neves, 1962, и др.). При этом характер кариотипов у них иной — хромосомы в основном акроцентрические. По-видимому, эта группа довольно далека от средиземноморской части подрода. У средиземноморских видов подрода *Beryllis* наиболее распространены основные числа $x=8$ и 9; кроме того, имеются числа вторичного происхождения — $x=11$, 13, 16.

Виды секции *Eustachys* имеют сходный характер кариотипа. Кроме *O. arcuatum*, в нее входят *O. schelkovnikovii* Grossh. с $2n=26$, $n=13$ (Агапова, 1967а) и *O. magnum* Krasch. et Schischk. с $2n=32$ (Cullen, Ratter, 1967; Агапова, 1967а). Сходство кариотипов заключается в бимодальности — наличии 6—8 пар длинных хромосом — и резком отличии их от коротких хромосом набора (последние почти в 6 раз короче).

По-видимому, хромосомы видов этой секции имеют много гетерохроматиновых участков, так как в интерфазных ядрах наблюдалось значительное количество хромоцентров. Это отмечают и другие авторы (Neves, 1952; Cullen, Ratter, 1967).

В пределах секции *Beryllis* трудно проследить какие-либо закономерности. Преобладают основные числа $x=8$ и 9. В наборах превалируют субметацентрические хромосомы; спутничная хромосома, как правило, акроцентрическая (почти телоцентрическая) с крупным спутником. Длина хромосом — от 2.8 до 10 мкм. Кариотип *O. fischeranum* (подсекция *Albedo*) отличается несколько более длинными хромосомами и наличием трех пар акроцентриков. По имеющимся данным, основное число у этого вида может быть 11 и 12; оно варьирует, по-видимому, за счет полисомии некоторых хромосом, как у некоторых других видов рода (Neves, 1952; Cullen, Ratter, 1967; Агапова, 1974). Кариотип *O. fischeranum* значительно отличается от кариотипа южнокавказского *O. brachystachys* С. Koch (Агапова, 1967а), который по некоторым признакам внешней морфологии близок *O. fischeranum*.

Кариотипы изученных видов подрода *Beryllis* довольно лабильны. По нашим и литературным данным, у *O. flavescens* и *O. ponticum* встречаются числа $2n=16$ и 18, у *O. fischeranum* — $2n=22$, 24, у *O. arcuatum* — $2n=32$, 34, 36. Наблюдается непостоянство (в известных пределах) морфологии хромосом, связанное с перестройками. Тем не менее каждый вид имеет только ему присущий кариотип. Внутривидовая изменчивость по-

ТАБЛИЦА 5

Сравнение гаплоидных наборов хромосом изученных Н. Д. Агаповой видов рода *Ornithogalum*

Вид	n	Количество хромосом с определенным положением центromеры			Общая длина хромосом набора, мкм	д/к (соотношение самой длинной и самой короткой хромосом набора)
		m	sm	st		
<i>O. ponticum</i>	8		7	1	49.76	2.5
	9		8	1	50.12	3.1
<i>O. flavescens</i>	8		7	1	55.42	2.4
<i>O. fischeranum</i>	11		8	3	67.93	3.7
<i>O. arcuatum</i>	16	9	4	3	48.60	6.3
<i>O. boucheanum</i> *	14	1	9	4	105.46	2.3

* Для *O. boucheanum* приводятся данные измерения одной метафазной пластинки хромосом, так как при $n=14$ их морфология в разных пластинках различалась.

следнего, как правило, наблюдается у полиморфных видов с большим ареалом. Наиболее ярким примером является *O. ponticum* (Агапова, 1966).

Изучен один вид подрода *Myogalum* — *O. boucheanum* — $2n=28$. Как указано выше, он является тетраплоидом с $x=7$. Пока у представителей подрода *Myogalum* достоверно известны два основных числа: $x=7$ (*O. nutans*, *O. boucheanum*) и $x=5$ — у ливанского вида *O. libaniticum* Boiss. et Bl. (Heitz, 1926; Geitler, 1929) с $2n=10$.

Интересно отметить, что, по нашим данным (кариотип изучен впервые), у *O. boucheanum* — наибольшая суммарная длина хромосом соматического набора среди всех исследованных нами видов — 212 мкм. То же относится и к хромосомам гаплоидного набора (табл. 5).

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова Н. Д. (1966). К вопросу о кавказском «*Ornithogalum pyrenaicum* L.» Бот. ж., 51, 9. — Агапова Н. Д. (1967a). Дополнительные данные к кариосистематике кавказских видов рода *Ornithogalum* L. Бот. ж., 52, 12. — Агапова Н. Д. (1967b). Цитосистематическое исследование кавказских представителей рода *Ornithogalum* L. Автореф. канд. дисс. Л. — Агапова Н. Д. (1974). Сравнительно-кариологическая характеристика трех видов рода *Ornithogalum*. Бот. ж., 59, 3. — Агапова Н. Д. (1977). Новый признак в систематике рода *Ornithogalum* L. Бот. ж., 61, 6. — Вульф Е. В. (1930). Флора Крыма, 1, 3. — (Делоне Л. Н.) Delauneу L. N. (1925). Хромосомы у видов *Ornithogalum* L. Тр. Гос. Тимиряз. н.-и. инст., сер. 1. — (Делоне Л. Н.) Delauneу L. N. (1926). Phylogenetische Chromosomenverkürzung. Zeitschr. f. Zellforsch. mikroskop. Anatom., 4: 338—364. — Красцова А. Н. (1970). Що являє собою *Ornithogalum melancholicum* Klok. помен provisorum. Укр. бот. ж., 27, 5. — Привалова Л. А. (1959). Дополнения к флоре Крыма. Тр. Никитск. бот. сада, 31. — Федченко Б. А., А. Ф. Флеров. (1910). Флора европейской России, ч. 3. — Хохряков А. П. (1975). Соматическая эволюция однодольных. — Шмальгаузен И. Ф. (1895—1897). Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа, 2. — Baker J. G. (1873). Revision of the genera and species of *Scilleae* and *Chlorogaleae*. Linn. Soc. J. Bot., XIII. — Chiappini M. (1968). Contributo alla conoscenza citotassonomica del genere *Ornithogalum*. Giorn. Bot. Ital., 102. — Chiappini M., A. Scrugli. (1972). In: Numeri cromosomici per la flora Italiana, Inform. Bot. Ital. 4. — Cullen J., J. A. Ratter. (1967). Taxonomic and cytological notes on turkish *Ornithogalum*. Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh, 27, 3. — Czapik R. (1965). Karyotype analysis of *Ornithogalum umbellatum* L. and *O. gussonei* Ten. Acta biol. Cracov. ser. bot., 8. — Feinbrun N. (1941). The genus *Ornithogalum* in Palestine and neighbouring countries. Palest. J. Bot., 2, 2—3 (1940). — Garbari F., N. Tornadore. (1970). Numeri cromosomici per la flora Italiana, 1. *Ornithogalum flavescens* Lam. Informatore Bot. Ital., 2, 2: 74. — Garbari F., N. Tornadore. (1972). The genus *Ornithogalum* L. (*Liliaceae*) II. Taxonomy of some Italian entities. Giorn. Bot. Ital., 106. — Geitler L. (1929). Zwei einfache Methoden zur Untersuchung pflanzenlicher Chromosomen. Österr. Bot. Zeitschr., 78. — Heitz E. (1926). Der Nachweis der Chromosomen Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form in Pflanzenreich Zeitschr. Bot., 18, 41—42. — Holzer K. (1952). Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Wurzel. Österr. Bot. Zeitschr., 99. — Lauber H. (1947). Untersuchungen über das Wachstum der Früchte einiger Angiospermen unter endomitotischer Polyploidisierung. Österr. Bot. Zeitschr., 94. — Lungeanu I. (1971a). IOPB chromosome number reports XXXIII, Taxon, 20, 4. — Lungeanu I. (1971b). IOPB chromosome number reports XXXIV, Taxon, 20, 5—6. — Lungeanu I. (1972). Contributions to the cytologic study of the genus *Ornithogalum*. Acta Bot. Horti Bucurest. (1970—1971). — Markgraf F. (1932). *Ornithogalum*. In: A. Hayek. Prodrum Florae Peninsulae Balcanicae, 3. — Nakajima G. (1936). Chromosome numbers in some crops and wild Angiosperms. Japan. J. Genet. 12. — Neves J. B. (1950). Sobre a cariológia de *Ornithogalum unifolium* Ker-Gawl. Boletim Soc. Broter., 24, sér. 2. — Neves J. B. (1952). Estudos cariológicos no género *Ornithogalum* L. Boletim Soc. Broter., 26, sér. 2a. — Neves J. B. (1962). Dados cariológicos sobre algumas espécies africanas de *Ornithogalum* L. Boletim Soc. Broter., 36, sér. 2. — Quintanilha A., A. Cabral. (1947). A new species of *Liliaceae* with six somatic chromosomes. S. Afr. J. Sci., XLIII. — Sato D. (1942). Karyotype alteration and phylogeny in *Liliaceae* and allied families. Japan J. Bot., 12. — Sprumont G. (1928). Chromosomes et satellites dans quelques espèces d'*Ornithogalum*. Cellule, 38. — Stebbins G. L. (1971). Chromosomal evolution in higher plants. — Zahariadi C. (1962). Caracteres morphologiques anatomiques et biologiques dans la taxonomie du genre *Ornithogalum* L. Rev. Biol. Republ. Popular. Roman., 7, 1. — Zahariadi C. (1965). Sousgenres et sections Mésogènes du genre *Ornithogalum* L. Rev. Roum. Biol., ser. bot., 10, 4. — Zahariadi C. (1966). *Liliaceae*. In: T. Savulescu (ed.): Flora Republ. Soc. Român, 11.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 II 1977.

S U M M A R Y

A cytotaxonomic investigation of 5 species (subgenera *Beryllis* (Salisb.) Baker and *Myogalum* (Link) Peterm. of the genus *Ornithogalum* L.) from the territory of the European part of the U. S. S. R. has been carried out.

The characters of the species are given in the key. The following chromosome numbers are registered: *O. ponticum* Zahar. $2n=16, 18$, $n=8, 9$; *O. flavescens* Lam. $2n=16$, $n=8$; *O. fischeranum* Krasch. $2n=22$, $n=11$; *O. arcuatum* Stev. $2n=32$, $n=16$; *O. boucheanum* (Kunth) Aschers. $2n=28$, $n=14$.

The caryotypes of *O. fischeranum* and *O. boucheanum* are described for the first time. All species except the last one are diploids.

СООБЩЕНИЯ

УДК 612.014.463 : 581.926.325 : 577.472(28)

Н. А. Петрова, Г. Ф. Расплетина, Б. Л. Гусаков

ИЗУЧЕНИЕ ПОТРЕБНОСТИ ФИТОПЛАНКТОНА ОЗЕР
РАЗЛИЧНОГО ТИПА В БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТАХ
МЕТОДОМ ПЛАНИРУЕМЫХ ДОБАВОКN. A. PETROVA, G. F. RASPLETINA, B. L. GUSAKOV.
STUDIES OF THE PHYTOPLANKTON REQUIREMENTS FOR BIOGENIC
ELEMENTS WITH THE METHOD OF PLANNED ADDITIONS IN LAKES
OF DIFFERENT TYPES

Исследовалась потребность фитопланктона в элементах минерального питания (фосфор, нитратный и аммонийный азот, двухвалентное железо) методом планируемых добавок по схеме полного факторного эксперимента на олиготрофном Онежском озере и мезотрофных озерах Лача и Воже. Получены уравнения, связывающие численность водорослей с концентрацией изученных элементов для массовых видов фитопланктона на разных этапах его сезонного развития. Сопоставлена потребность в биогенных элементах у представителей различных систематических отделов водорослей в условиях олиго- и мезотрофии.

Экспериментальные исследования потребностей фитопланктона в целом и отдельных его компонентов в различных элементах минерального питания проводились неоднократно (Schreiber, 1929; Францев, 1932; Гусева, 1938; Мудрецова, 1941; Кузнецов, 1945; Баславская и др., 1952). В последнее время получил известность метод планируемых добавок, усовершенствованный В. Н. Максимовым и В. Д. Федоровым (Федоров, 1967; Федоров, Максимов, 1957; Максимов, Федоров, 1969), представляющий собой модификацию метода «подкормок» или «оценки биологической продуктивности». Предложенная авторами метода схема опыта является планом полного факторного эксперимента, позволяющего провести статистическую обработку полученных результатов и дать количественную оценку потребностей фитопланктона.

В период исследования фитопланктона Онежского озера в составе комплексной экспедиции Института озераедения АН СССР (1967—1969 гг.), а затем во время изучения озер Лача и Воже (1972 г.) было проведено 10 серий опытов по схеме полного факторного эксперимента ПФЭ 2⁴ и ПФЭ 2³. Нам представлялось интересным сравнить реакцию на добавки различных биогенов массовых форм планктона олиготрофного Онежского озера (Петрова, Шерман, 1973) с реакцией доминантов мезотрофных озер Лача и Воже.

Онежское озеро — глубоководный, холодноводный водоем с площадью водной поверхности 9682 км², средней глубиной 30 и максимальной 120 м. Фитопланктон, преимущественно диатомовый на протяжении всего вегетационного периода, количественно беден — максимальные весенние показатели не превышают 1 млн кл/л, причем развитие водорослей, по-видимому, в значительной мере тормозится недостатком биогенов, особенно фосфора, (Петрова, 1971; Шерман, Ульянова, 1973). Массовой формой, определяющей уровень развития планктона в целом, является *Melosira islandica* ssp. *helvetica* O. Müll.; в период весеннего максимума ей сопутствуют, а летом сменяют *M. distans* var. *alpigena* Grun. и *Asterionella formosa* Hass. В мелководных заливах в начале лета отмечаются

вспышки развития золотистых водорослей — представителей рода *Dinobryon*. Зеленые и синезеленые водоросли в планктоне озера разнообразны, но значительного количества не достигают даже летом.

Озера Лача (Архангельская обл.) и Воже (Вологодская обл.) представляют собой противоположность Онеги. Это обширные водоемы с площадью водной поверхности 334 и 416 км² соответственно и чрезвычайно малыми глубинами — в среднем 2,5, максимум — до 4,5—5 м. Малые глубины обуславливают интенсивный прогрев в летний период. Из озера Воже в озеро Лача течет река Свидь, вследствие чего фитопланктон обоих водоемов почти идентичен как по флористическому составу, так и по количественным показателям. Наиболее постоянными доминантами являются из диатомовых водорослей *Melosira ambigua* (Grun) O. Müll. и *M. granulata* (Ehr.) Ralfs, а из синезеленых *Oscillatoria subtilissima* Kütz. и *Lyngbya contorta* Lemm. Зеленые водоросли многочисленны, хотя и не достигают количественно уровня массовых диатомовых и синезеленых. Численность фитопланктона в течение летних месяцев (июнь—август) почти постоянно составляет 1—5 млн. кл/л., временами достигая 30—40 млн.

Содержание основных биогенных элементов во всех трех изученных водоемах приводится в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1
Содержание биогенных элементов в озерах Онежском, Лача и Воже (мг/л)

Химическое компоненты	Онежское *	Лача	Воже
P—PO ₃	0—0.0012	0—0.01	0—0.005
N—NO ₃	0—0.09	0—0.23	0—0.15
N—NH ₄	0.01—0.13	0.04—0.78	0.07—0.30
Fe _{II} +Fe _{III}	0.01—0.09	0.13—0.45	0.11—0.37

* По данным Э. Э. Шерман и О. З. Ульяновой, 1973.

На Онежском озере нами анализировалось влияние на фитопланктон добавок фосфатного фосфора, нитратного и аммонийного азота и двухвалентного железа.

В опытах на озерах Лача и Воже мы отказались от добавок железа, так как его содержание в водоеме было заведомо достаточным.

Биогенные элементы вводились в виде легко растворимых солей NaH₂PO₄, NH₄Cl, NaNO₃, FeSO₄. Были выбраны концентрации, сопоставимые с содержанием этих веществ в водоеме: за нижний уровень принималось естественное содержание в воде (отсутствие добавки), а за верхний — увеличенное в 5 раз.

На Онежском озере опыт проводился в бутылках белого стекла емкостью 0,5 л. Они заполнялись водой с поверхности озера и экспонировались погруженными в воду при умеренном дневном освещении на палубе судна.

На Лача и Воже озерной водой (10 л) наполнялись полиэтиленовые мешки, укреплявшиеся затем в озере на системе бுவ. Как показали результаты опытов, применение больших объемов воды приводит к значительному увеличению статистической достоверности получаемых величин. Пробы воды с биогенными добавками по матрице ПФЭ 2⁴ в Онежском озере и ПФЭ 2³ в озерах Лача и Воже (матрицы планирования экспериментов приведены в табл. 2) экспонировались в течение 5 дней. Сроки постановки опытов приведены в табл. 3. В момент начала эксперимента отбирались пробы для качественной и количественной характеристик фитопланктона и гидрохимического анализа. После окончания экспозиции пробы фитопланктона фиксировались формалином и обрабатывались отстойным методом. Просчет организмов производился в камере Нажотта. За отклик системы принималось изменение численности водорослей.

ТАБЛИЦА 2

Матрицы планирования ПФЭ 2⁴ и ПФЭ 2³
(знак минус — природный уровень элемента в опыте; знак плюс — добавка элемента)

ПФЭ 2 ⁴					ПФЭ 2 ³			
№ опыта	P-PO ₄ x ₁	N-NO ₃ x ₂	N-NH ₄ x ₃	Fe ₁₁ x ₄	№ опыта	P-PO ₄ x ₁	N-NO ₃ x ₂	N-NH ₄ x ₃
1	—	—	—	—	1	—	—	—
2	+	—	—	—	2	+	—	—
3	—	+	—	—	3	—	+	—
4	+	+	—	—	4	+	+	—
5	—	—	+	—	5	—	—	+
6	+	—	+	—	6	+	—	+
7	—	+	+	—	7	—	+	+
8	+	+	+	—	8	+	+	+
9	—	—	—	+				
10	+	—	—	+				
11	—	+	—	+				
12	+	+	—	+				
13	—	—	+	+				
14	+	—	+	+				
15	—	+	+	+				
16	+	+	+	+				

ТАБЛИЦА 3

Сроки и районы проведения экспериментов

№ серии	Дата	Район
1	1 VIII 1966	Оз. Онежское, Кондопожская губа, у дер. Суйсарь
2	28 VI 1967	» » зал. Ковшик
3	16 VIII 1967	южная часть основного плеса
4	16 VIII 1967	» »
5	15 VIII 1967	юго-восточная часть основного плеса
6	15 VI 1969	Кондопожская губа, у дер. Суйсарь
7	28 VI 1971	восточная часть основного плеса
8	6 VIII 1972	Оз. Лача, юго-западная часть
9	18 VIII 1972	Оз. Воже, центральная часть
10	31 VIII 1972	Оз. Лача, юго-западная часть

Статистической обработке подвергались показатели численности фитопланктона в целом, основных отделов водорослей, участвовавших в формировании планктонных комплексов, и массовых видов. По схеме Ятса рассчитывались значения коэффициентов регрессии и по Дэниелу проводилось выделение значимых эффектов (Daniel, 1959; Максимов, Федоров, 1969). По величинам значимых коэффициентов получали уравнения регрессии, на основании которых определялись эффекты изучаемых факторов минерального питания.

Следует сразу сказать, что анализ откликов планктона в целом, так же как и отделов водорослей (диатомовые, синезеленые, зеленые, золотистые), не дал интересных результатов. Отклики были очень разноречивы, что естественно, так как в них сочетается масса отдельных реакций фитопланктеров, часто противоположных друг другу. При резком преобладании какого-либо вида отклик того или иного отдела планктона в целом повторял реакцию доминанта.

Анализ откликов массовых форм планктона позволяет сделать несколько достаточно очевидных выводов, хотя материал исследований сравнительно невелик для их подробной экологической характеристики в сезонном аспекте.

Наибольшее количество данных удалось получить по диатомовым водорослям. В мезотрофном оз. Лача массовая диатомовая *Melosira ambigua* как в начале, так и в конце августа проявляла стабильную потребность в нитратном азоте, о чем свидетельствует уравнение регрессии для этого вида

$$\hat{n}_{M. a.} = b_0 + b_2 x_2.$$

Тот же вид в оз. Воже в середине августа нуждался преимущественно в азоте и его аммонийной форме

$$\hat{n}_{M. a.} = b_0 + b_3 x_3.$$

Данные химических анализов показывают, что в воде обоих озер в этот период нитраты отсутствовали, аммонийного же азота в Лача было несколько больше (0.2 мг/л), чем в Воже (0.1 мг/л), что, вероятно, и определило различие откликов.

В олиготрофном Онежском озере, где лимитирующее воздействие недостатка биогенов на развитие фитопланктона несравненно сильнее, массовые виды диатомовых проявляли очень определенную смену потребностей по сезонам, причем аналогичную у всех форм планктонного комплекса. Так, в период максимального развития весеннего планктона отклики всех трех его доминантов — *Melosira islandica* ssp. *helvetica*, *M. diastans* var. *alpigena* и *Asterionella formosa* — отвечали уравнению

$$\hat{n} = b_0 + b_1 x_1.$$

т. е. обнаруживали нехватку фосфора, элемента чаще всего ограничивающего уровень численности водорослей в Онеге. На более поздней стадии существования того же весеннего комплекса уравнение регрессии всех трех массовых форм резко изменялось

$$\hat{n} = b_0 + b_{24} x_2 x_4 + b_{34} x_3 x_4.$$

Это произошло, когда в прибрежных участках начался интенсивный прогрев водной толщи, сопровождающийся, как известно, выпадением железа, что, по мнению К. А. Гусевой (1951), служит причиной прекращения весеннего массового развития диатомовых. Острая нехватка железа стала очевидной, причем водоросли предпочитали его в сочетании с той или иной формой азота, а не в чистом виде. Так, частный эффект¹ железа без добавки азота для *Asterionella formosa* ($B_4 = -65$) оказался даже отрицательным, для *Melosira islandica* ssp. *helvetica* он был значительно ниже ($B_4 = 26$), чем в сочетании с аммонийным ($B_4 = 174$) или с нитратным ($B_4 = 160$) азотом.

О потребностях в различных элементах минерального питания у представителей синезеленых водорослей мы могли судить по двум массовым формам озер Лача и Воже *Oscillatoria subtilissima* и *Lyngbya contorta*. Во всех трех сериях экспериментов их уравнения регрессии менялись аналогично. В начале августа в оз. Лача ($\hat{n}_{Cy.} = b_0 + b_1 x_1 + b_{13} x_1 x_3$) обнаруживался недостаток фосфора и аммонийного азота, в конце августа ($\hat{n}_{Cy.} = b_0 + b_3 x_3$) — только азота. В оз. Воже ($\hat{n}_{Cy.} = b_0 + b_{12} x_1 x_2$) предпочтительной оказалась добавка фосфора в сочетании с нитратами.

Интересно отметить, что в каждом из трех экспериментов, проведенных на этих озерах, потребности доминантов из синезеленых и диатомовых водорослей не совпадали, а как бы дополняли друг друга. В оз. Лача в начале августа обе массовые синезеленые водоросли нуждались в фосфоре и аммонийном азоте, тогда как диатомея *Melosira ambigua* — в нитратах

$$\hat{n}_{Cy.} = b_0 + b_1 x_1 + b_3 x_3 + b_{13} x_1 x_3;$$

$$\hat{n}_{M. a.} = b_0 + b_2 x_2.$$

¹ Эффект фактора, определенный при фиксированном уровне взаимодействующего с ним другого фактора, называется его частным эффектом.

В середине августа в оз. Воже потребности, как уже сказано выше, были другими, но тоже не одинаковыми для представителей разных отделов, а дополняющими друг друга

$$\hat{n}_{C.y.} = b_0 + b_1x_1x_2;$$

$$\hat{n}_{M.a.} = b_0 + b_3x_3.$$

Зеленые и золотистые водоросли в исследованных озерах встречались далеко не так регулярно и в меньших количествах, чем диатомовые и сине-зеленые, поэтому проследить, насколько изменяются потребности каждого вида в сезонном аспекте, не удалось. Одна и та же форма нуждалась в различных элементах минерального питания в каждом из озер: так, потребности *Scenedesmus bijugatus* (Turp.) Kütz. в оз. Лача характеризовались уравнением

$$\hat{n}_{S.b.} = b_0 + b_{23}x_2x_3,$$

а в оз. Воже

$$\hat{n}_{S.b.} = b_0 + b_1x_1 + b_{23}x_2x_3.$$

Этот вид, как и представители других отделов, обнаруживали меньшую обеспеченность биогенами, особенно фосфором, в оз. Воже. Вместе с тем разные виды зеленых в одной и той же ситуации проявляли сходные потребности: так, уравнение регрессии для *Ankistrodesmus pseudomirabilis* var. *spiralis* Korschik. и *Didymocystis planctonica* Korschik. в Онеге (зал. Ковшик, 28 VI, 1967) было

$$\hat{n} = b_0 + b_1x_1.$$

В той же серии экспериментов два вида золотистых водорослей *Dinobryon cylindricum* var. *palustre* Lemm. и *D. sociale* var. *stipitatum* (Stein) Lemm. проявили близкие друг к другу, но иные чем у зеленых потребности

$$\hat{n}_{D.c.} = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_{12}x_1x_2;$$

$$\hat{n}_{D.s.} = b_0 + b_{12}x_1x_2.$$

В данном случае золотистые водоросли в большей степени, чем зеленые, нуждались в нитратах, хотя недостаток в фосфоре они испытывали, как и другие онежские формы. На зеленых и золотистых водорослях, имевших более короткий период вегетации, чем диатомовые и синезеленые, можно было заметить, что в момент, когда развитие вида подходит к концу, все коэффициенты уравнения регрессии приобретают отрицательное значение. Несмотря на то что водоросль еще встречается в значительном количестве и подавляющее большинство клеток (по данным люминесцентного анализа, свыше 90%) сохраняют живой протопласт, физиологическая активность их падает и никакие добавки элементов минерального питания не способны стимулировать новую вспышку в развитии. Так, уравнение регрессии для *Scenedesmus bijugatus* в оз. Лача в конце августа приняло вид

$$\hat{n}_{S.b.} = b_0 - b_1x_1 - b_2x_2 - b_{23}x_2x_3.$$

То же самое явление наблюдалось у представителей рода *Dinobryon* в Онеге.

Таким образом, наиболее очевидными являются следующие выводы. В каждой конкретной сезонной ситуации потребности массовых форм одного и того же отдела водорослей в исследованных озерах выражались одним и тем же уравнением регрессии, тогда как потребности представителей разных отделов чаще всего не совпадали, а дополняли друг друга. В течение вегетационного периода избирательность к различным биогенам у одного и того же вида менялась соответственно изменениям содержания этих веществ в воде. В периоды особенно острого дефицита все представители планктона положительно реагировали на добавку дефицитного элемента. Особенно четко эта закономерность проявлялась в условиях олиго-

трофного водоема. По-видимому, стабильность уравнения регрессии вида в течение вегетационного периода свидетельствует об удовлетворительной обеспеченности его биогенами в данном водоеме и само уравнение в таком случае характеризует экологическую специфику вида. Изменение же уравнения регрессии вида в разные периоды свидетельствует о том, что обеспеченность его биогенами недостаточна и то один, то другой элемент оказывается в минимуме. Можно предположить, что менее требовательные диатомовые водоросли в условиях мезотрофного озера почти постоянно сохраняют определенный, присущий виду комплекс потребностей (*Melosira ambigua* в оз. Лача). Это предположение подтверждается результатами детальных исследований развития массовых форм планктона Белого моря в зависимости от добавок различных элементов минерального питания, проводившихся сотрудниками кафедры гидробиологии Московского государственного университета (Федоров и др., 1972). В условиях большей (по сравнению с Онегой) обеспеченности биогенами массовые диатомовые водоросли Белого моря на протяжении всего вегетационного периода проявляли сходные потребности, хотя среди них различались две группы видов, каждую из которых характеризовало свое уравнение регрессии. В нашем случае уравнение регрессии *Melosira ambigua* в мезотрофном оз. Лача, когда оно также не изменялось ($\hat{n}_{м.а.} = b_0 + b_2x_2$), было аналогично уравнению представителей одной группы беломорских диатомовых (*Talassionema nitzschioides* и некоторые виды *Chaetoceros*). Значительно более требовательные, особенно к азотному питанию, синезеленые водоросли даже в условиях мезотрофных водоемов не обнаруживали стабильности потребностей.

Таким образом, применение метода планируемых добавок при изучении фитопланктона озер различного трофического уровня позволяет судить о факторах, лимитирующих развитие тех или иных видов водорослей в определенных условиях, и из сопоставления уравнений регрессии вида при различной обеспеченности элементами минерального питания делать выводы об его экологической специфике.]

ЛИТЕРАТУРА

- Баславская С. С., И. О. Кобленц-Мишке, Л. А. Удалова, Е. А. Чистякова. (1952). Действие удобрений на фотосинтетическую деятельность фитопланктона в водоеме. ДАН СССР, 82, 5. — Гусева К. А. (1938). Гидробиологическая производительность и прогноз цветения водоемов. Микробиология, 7, 3. — Гусева К. А. (1951). Причины периодичности в развитии фитопланктона Учинского водохранилища. Тр. Акад. мед. наук СССР, 10. Санитарная характеристика водоемов. — Кузнецов С. И. (1945). Биологический метод оценки богатства водоема биогенными элементами. Микробиология, 14, 4. — Максимов В. Н., В. Д. Федоров. (1969). Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. — Мудрецова К. А. (1941). Прогноз цветения воды водохранилищ. В кн.: Водохранилища для водоснабжения промышленных предприятий и населенных мест. — Петрова Н. А. (1971). Фитопланктон Онежского озера. В кн.: Растительный мир Онежского озера. Л. — Петрова Н. А., Э. Э. Шерман. (1973). Изучение потребности фитопланктона Онежского озера в биогенных элементах методом планируемых добавок по схеме полного факторного эксперимента (ПФЭ 24). Лимнология северо-запада СССР. III. Таллин. — Федоров В. Д. (1967). Изучение методами математического планирования влияния добавок биогенных элементов на первичную продуктивность водоемов. Бюлл. МОИП, нов. сер., 72, 5. — Федоров В. Д., Т. И. Кольцова, К. А. Кокин, Т. В. Хлебович. (1972). Изучение потребности массовых форм фитопланктона Белого моря в элементах минерального питания методом планируемых добавок. Бот. ж., 57, 4. — Федоров В. Д., В. Н. Максимов. (1967). Изучение первичной продукции водоемов методом планируемых добавок биогенных элементов. Научн. докл. высш. школы, сер. биол. науки, 4. — Францев А. В. (1932). Опыт оценки гидробиологической производительности московорейской воды. Микробиология, 1, 2. — Шерман Э. Э., Д. З. Ульянова. (1973). Органическое вещество и биогенные элементы в водах Онежского озера. В кн.: Гидрохимия Онежского озера и его притоков. Л. — Daniel C. (1959). Use of half-normal plots in interpreting factorial two level experiments. Technometrics, 1: 311—314. — Schreibe E. (1929). Die methoden einer physiologischen Meerwasseranalyse. Rap. et Proc. verbaux des reunions, 53: 75—79.

Институт озерадения АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 II 1976.

И. С. Трифонова, В. И. Мартынова

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА РАЗНОТИПНЫХ ОЗЕР ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА

I. S. TRIFONOVA, V. I. MARTYNOVA. SPECIES COMPOSITION
OF PHYTOPLANKTON IN DIFFERENT TYPE LAKES OF KARELIAN ISTHMUS

Приводятся данные о видовом составе, экологии и максимальной численности водорослей фитопланктона четырех озер Карельского перешейка, расположенных в различных ландшафтах и отличающихся по уровню биологической продуктивности. Проведено сравнение исследованных озер по составу фитопланктона с озерами других районов умеренной зоны.

Сведения о видовом составе альгофлоры озер Карельского перешейка немногочисленны. Наиболее изученным является озеро Красное, на котором Лимнологической станцией Института озероведения АН СССР проводятся многолетние гидробиологические исследования (Вишневская, Давыдова, 1967; Трифонова, 1976, и др.). Довольно подробные данные о видовом составе фитопланктона имеются для ряда озер северной части Карельского перешейка (Волкова и др., 1969). В нескольких работах содержатся сведения о массовых видах фитопланктона озер Центрального плато (Лаврентьева, Романова, 1967; Чечик, 1972, и др.).

В нашей статье рассматриваются результаты исследования фитопланктона четырех наиболее крупных озер центральной части Карельского перешейка: мезотрофных — Красного (Пуннус-ярви), Правдинского (Киркко-ярви), Мичуринского (Валк-ярви) и эвтрофного озера Вишневского (Иск-ярви). Фитопланктон озера Красного изучался в 1970—1972 гг., а на остальных озерах исследования проводились с июня 1972 по октябрь 1973 г. Материалом для статьи послужили данные анализа 300 качественных и 800 количественных (осадочных) проб фитопланктона.

Характеристика озер

Озера Красное, Правдинское и Вишневское — водоемы Привуоксинской низменности (абс. выс. около 15 м), залегают в долинно-русловых впадинах и принадлежат к одной озерно-речной системе, имеющей сток в р. Вуоксу. Оз. Мичуринское расположено на Центральном плато в понижении между моренными холмами (абс. выс. около 100 м), имеет слабый сток и небольшую водосборную площадь. Находящиеся в различных ландшафтных условиях озера значительно различаются по морфометрическим показателям, гидрологии и гидрохимии (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1
Морфометрическая и гидрохимическая характеристика озер

Показатели	Озера			
	Вишневское	Красное	Правдинское	Мичуринское
Площадь, км ²	10.5	9.2	6.9	5.8
Средняя глубина, м	2.0	7.2	9.5	8.5
Прозрачность, м	0.2—0.9	1.1—2.0	1.1—2.2	2.6—7.0
Цветность, градусы	24—56	20—45	20—65	0—12
pH	6.7—9.4	6.7—8.5	6.2—8.0	6.6—7.4
N—NO ₃ мг/л	0—2.2	0—0.25	0—0.88	0—0.02
P—PO ₄ »	0—0.02	0.004—0.06	0.001—0.04	0—0.015
Si—SiO ₂ »	0—6.8	1.4—13.8	1.8—9.9	1.9—5.0
Fe общее »	0.4—0.7	0.11—1.0	0.18—1.9	0.15—0.3

Вода исследованных озер слабоминерализованная (44—69 мг/л). Наиболее гумифицированным из них является оз. Правдинское с сильно заболоченным водосбором. Оз. Мичуринское с преимущественно грунтовым питанием отличается наиболее светлой прозрачной водой. Содержание фосфатов наибольшее в озерах Красном и Правдинском, где они постоянно присутствуют в воде даже летом. Нитраты летом отсутствуют во всех озерах, а зимой, когда происходит их накопление, наибольшие концентрации отмечены в оз. Вишневском, а наименьшие, так же как и фосфатов, в оз. Мичуринском. Для всех озер характерно высокое содержание в воде растворенного железа и кремния.

Зарастаемость высшей водной растительностью составляет около 25% площади в оз. Вишневском, 15% — в оз. Мичуринском и менее 5% — в озерах Красном и Правдинском. По составу растительности выделяется оз. Мичуринское, которое можно отнести к типу лобелиево-полуживых озер. В остальных трех озерах преобладают заросли тростника и рдестов.

Видовой состав фитопланктона

При изучении фитопланктона нами учитывались все виды водорослей, встреченные в толще воды, в том числе планктонные водоросли пелагиали и литорали, бентосные формы и эпибионты. Всего в фитопланктоне четырех озер обнаружено 357 видов, разновидностей и форм водорослей, которые в систематическом отношении разделяются следующим образом: *Cyanophyta* — 33, *Chrysophyta* — 22, *Bacillariophyta* — 121, *Pyrrophyta* — 18, *Euglenophyta* — 24, *Xanthophyta* — 3, *Chlorophyta* — 136. 68% всех найденных водорослей составляют широко распространенные планктонные виды. Встречено также несколько эпипланктических видов, в том числе *Characium braunii* Bruegger, *Characium* sp., *Chlorangiopsis epizootica* Korsch., *Salpingoeca frequentissima* (Zach.) Lemm. Остальные — случайно-планктонные водоросли, встреченные преимущественно в планктоне литорали.

Все обнаруженные водоросли пресноводные, олигогалобы. 80% из них составляют индифференты, 20% — галофилы и галофобы.

Пелагические комплексы фитопланктона во всех исследованных озерах составляют истинно-планктонные водоросли. Именно они достигают массового развития, определяя фон фитопланктона (табл. 2).

Распределение водорослей по озерам показано в табл. 2. По числу видов во всех озерах наиболее разнообразны диатомовые и зеленые водоросли.

Диатомовые водоросли наиболее разнообразны в оз. Мичуринском, где хорошо выражена литораль, а высокая прозрачность воды благоприятствует развитию бентосных диатомовых. Здесь много случайно-планктонных видов из класса *Pennatophyceae*. Пелагические же комплексы диатомовых во всех озерах состоят в основном из представителей класса *Centrophyceae*. Наибольшего обилия достигают виды из родов *Melosira*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus*. Из пеннатных диатомовых к массовым видам относятся представители родов *Fragilaria*, *Tabellaria*, *Synedra* и *Asterionella*. Во всех озерах диатомовые представлены весенне-осенними и летними формами. Доминантом весеннего и осеннего планктона в озерах Красном, Правдинском и Мичуринском является *Melosira islandica* ssp. *helvetica*. В мелководном оз. Вишневском она совсем не встречается. Этот вид, по-видимому, предпочитает сравнительно глубокие озера с термической стратификацией, в которых его популяции в летний период концентрируются в гипolimнионе (Rodhe, 1948). В оз. Вишневском доминантом весеннего и осеннего планктона является *Synedra acus*, которая в массе встречается и подо льдом. *Melosira italica* в оз. Мичуринском вегетирует одновременно с *M. islandica* ssp. *helvetica* весной и осенью, а в оз. Вишневском проявляет себя как летняя форма. В оз. Мичуринском доминантами летнего планктона являются мелкие виды *Cyclotella*

ТАБЛИЦА 2

Массовые виды фитопланктона исследованных озер и их максимальная численность (тысяч кл./л)

Вид	Озера			
	Красное	Прав- динское	Вишнев- ское	Мичуринс- кое
<i>Cyanophyta</i>				
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemm.	256	26	+	—
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz. emend. Elenk.*	45000	6400	18·10 ⁵	900
<i>M. pulvere</i> a (Wood) Forti emend. Elenk.*	8000	1500	7·10 ⁴	500
<i>M. wesenbergii</i> Komarek	20000	3200	16·10 ⁴	+
<i>Aphanothece clathrata</i> W. et G. S. West	4500	4000	7028	—
<i>A. stagnina</i> (Spreng.) B. Peters. et Geitl.	800	736	3040	207
<i>Gloeocapsa limnetica</i> (Lemm.) Hollerb.	32	78	1280	—
<i>G. minor</i> (Kütz.) Hollerb.	—	+	—	307
<i>G. minuta</i> (Kütz.) Hollerb.	56	128	560	240
<i>G. turgida</i> (Kütz.) Hollerb.	280	370	480	38
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Näg.	3000	200	2·10 ⁴	+
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kütz. ²	6	2.4	28	2
<i>G. lacustris</i> Chod.* ²	40	40	85	7
<i>Woronichinia naegelian</i> a (Ung.) Elenk. ²	10	4	40	12
<i>Anabaena flos-aquae</i> (Lyngb.) Bréb.	20	+	834	—
<i>A. lemmermannii</i> P. Richt.	10 ⁶	6780	95200	72
<i>A. spiroides</i> f. <i>crassa</i> (Lemm.) Elenk.	120	+	4340	—
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs* ²	300	130	61270	6
<i>Gloeotrichia echinulata</i> (J. S. Smith) P. Richt. ¹	400	128	350	—
<i>Oscillatoria limosa</i> Ag.* ¹	20	250	+	+
<i>O. tenuis</i> Ag. ¹	150	200	1000	—
<i>Lyngbya limnetica</i> Lemm. ¹	720	8	68500	+
<i>Chrysophyta</i>				
<i>Chromulina</i> sp.	18	16	21	48
<i>Chrysococcus rufescens</i> Klebs	26	18	64	45
<i>Stenokalyx cylindrica</i> Schmid	—	32	56	384
<i>S. incostans</i> Schmid	16	8	21	18
<i>Kephyrion spirale</i> (Lack.) Conr.	+	3	40	15
<i>Mallomonas caudata</i> Iwan.	40	8	3	2
<i>M. elongata</i> Reverd.	20	16	—	+
<i>M. tonsurata</i> Teil.	3	12	—	6
<i>Uroglenopsis americana</i> Lemm.	—	—	—	10
<i>Pseudokephyrion conicum</i> Schiller	5	16	—	12
<i>Dinobryon cylindricum</i> Imh.	—	9	96	+
<i>D. divergens</i> Imh.	+	4	360	167
<i>D. marssonii</i> Lemm.	—	—	—	12
<i>Synura uvella</i> Ehr. emend. Korsch.	210	35	528	—
<i>Bacillariophyta</i>				
<i>Melosira distans</i> var. <i>alpigena</i> Grun.	2400	180	—	30
<i>M. granulata</i> (Ehr.) Ralfs var. <i>granulata</i>	2050	220	+	10
<i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> (O. Müll.) Hust.	375	64	+	+
<i>M. islandica</i> ssp. <i>helvetica</i> O. Müll.	3650	4600	—	586
<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz.*+ <i>M. ambigua</i> (Grun.) O. Müll.	+	+	6200	4128
<i>Cyclotella bodanica</i> Eulenst.	+	+	—	12
<i>C. comta</i> (Ehr.) Kütz.	180	160	34	520
<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun.*	560	42	320	24
<i>Rhizosolenia longiseta</i> Zacharias	12	9	40	24
<i>Attheya zachariasii</i> Brun.	52	10	22	24
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.*	160	282	518	26
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kütz.	72	304	132	12
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.	1000	450	2110	120
<i>Synedra acus</i> Kütz.	+	32	5750	24
<i>S. ulna</i> (Nitzsch) Ehr. var. <i>ulna</i>	20	6	40	12
<i>S. ulna</i> var. <i>danica</i> (Kütz.) Grun.	48	12	100	18
<i>S. berolinensis</i> Lemm.	+	6	250	—
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	860	172	2400	41
<i>Nitzschia acicularis</i> Ehr.	186	4	+	54
<i>Surirella robusta</i> Ehr.	72	+	40	10

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Вид	Озера			
	Красное	Правдинское	Вишне- вское	Мичу- ринское
<i>Pyrrrophyta</i>				
<i>Chroomonas</i> aff. <i>acuta</i> Uterm.	120	45	96	50
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehr.*	20	12	26	6
<i>C. erosa</i> Ehr.*	260	40	40	5
<i>Gyrodinium paradoxum</i> Schilling	—	—	—	15
<i>Glenodinium penardii</i> Lemm.	8	3	356	+
<i>Peridinium aciculiferum</i> Lemm.	16	2	—	25
<i>P. cinctum</i> (O. F. M.) Ehr.	10	20	4	0.3
<i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. M.) Bergh	72	64	240	14
<i>Euglenophyta</i>				
<i>Trachelomonas allia</i> Drez.	—	0.4	34	—
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein*	80	5	420	3
<i>T. lacustris</i> Drez.	—	—	22	—
<i>T. volvocina</i> Ehr.*	120	9	340	5
<i>Strombomonas subcurvata</i> (Prosch.-Lavr.) Defl.	—	—	46	—
<i>Euglena acus</i> Ehr.	6	1	37	0.4
<i>E. hemichromata</i> Skuja	4	2	80	0.1
<i>Xanthophyta</i>				
<i>Goniocloris smithii</i> (Bourr.) Fott	0.2	0.4	40	—
<i>Tribonema affine</i> West	+	—	—	120
<i>T. vulgare</i> Pasch.	350	+	1200	+
<i>Chlorophyta</i>				
<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory	920	150	85	540
<i>Schroederia spiralis</i> (Printz) Korsch.	46	80	15	360
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh. ²	19	2	100	1
<i>P. duplex</i> Meyen* ²	27	2	60	48
<i>P. simplex</i> Meyen ²	—	—	160	—
<i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralfs ²	28	8	160	18
<i>Chlorella</i> sp.	60	120	500	12
<i>Tetraëdon minimum</i> (A. Br.) Hansg.	16	2	40	15
<i>Lagerheimia genevensis</i> Chod.	4	8	26	—
<i>L. subsalsa</i> Lemm.	—	—	116	—
<i>Golenkiniopsis longispina</i> Korsch.	—	—	40	—
<i>Oocystis borgei</i> Snow	42	32	240	48
<i>O. lacustris</i> Chod.	+	16	—	60
<i>O. solitaria</i> Witt.	40	6	160	45
<i>O. submarina</i> Lagerh.	—	64	—	192
<i>Ankistrodesmus acicularis</i> (A. Br.) Korsch.	10	16	320	12
<i>A. bibraianus</i> (Reinsch) Korsch.	—	32	496	—
<i>A. braunii</i> Brunnth.	16	2	260	24
<i>A. closterioides</i> (Print.) Korsch.	—	38	170	120
<i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs	10	8	240	—
<i>A. fusiformis</i> Corda	+	2	88	—
<i>A. longissimus</i> (Lemm.) Wille	+	—	40	2
<i>A. pseudomirabilis</i> Korsch.*	126	112	1890	—
<i>Hyaloraphidium contortum</i> Pasch. et Korsch.	—	12	—	16
<i>Kirchneriella contorta</i> (Schmidle) Bohl.	30	52	+	—
<i>K. obesa</i> (West) Schmidle	61	32	512	76
<i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chod.	480	103	128	768
<i>Coenocystis sybcylindrica</i> Korsch.	—	—	21	96
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Näg.	23	16	384	+
<i>D. pulchellum</i> Wood	544	128	2900	230
<i>D. reniforme</i> Bulnheim	32	+	—	+
<i>Botryococcus braunii</i> Kütz. ²	22	8	18	0.5
<i>Coelastrum cambricum</i> Archer ²	16	10	64	—
<i>C. microporum</i> Näg. ²	8	3	138	0.7
<i>C. reticulatum</i> (Dang.) Senn ²	—	12	113	—
<i>C. sphaericum</i> Näg. ²	4	3	14	1
<i>Crucigenia apiculata</i> Schmidle	—	102	32	—
<i>Crucigenia irregularis</i> Wille	128	86	256	192

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Вид	Озера			
	Красное	Правдинское	Вишневское	Мичуринское
<i>C. rectangularis</i> (A. Br.) Gay	—	4	2020	—
<i>C. tetrapedia</i> (Kirchn.) W. et W.	96	42	—	6
<i>Tetrastrum glabrum</i> (Roll.) Ahlstr. et Tiff.	+	+	64	—
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerh.) Chod.	+	0.5	74	—
<i>S. arcuatus</i> Lemm.	+	38	—	8
<i>S. bijugatus</i> (Turp.) Kütz.	16	7	145	2
<i>S. curvatus</i> Bohl.	32	6	320	19
<i>S. denticulatus</i> Lagerh.	—	26	96	+
<i>S. hystrix</i> Lagerh.	—	6	42	—
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Bréb.*	12	32	5840	44
<i>S. serratus</i> (Corda) Bohl.	—	—	60	—
<i>Micractinium pusillum</i> Fres.	8	—	12	—
<i>Closterium aciculare</i> Tuffen West	8	10	4	12
<i>C. acutum</i> (Lyngb.) Bréb.	—	16	—	280
<i>Euastrum denticulatum</i> (Kirchn.) Gay	—	—	—	16
<i>Cosmarium meneghinii</i> Bréb.	+	+	+	12
<i>Xanthidium antilopaeum</i> (Bréb.) Kütz.	—	—	—	13
<i>Staurostrum dejectum</i> Bréb.	—	0.4	10	8
<i>S. gracile</i> Ralfs+ <i>S. paradoxum</i> Meyen	38	14	68	13
<i>Spondilosium pulchellum</i> Arch.	+	—	—	22
<i>Desmidium schwartzii</i> Ag.	40	160	860	96

Примечание. * Вид с разновидностями. 'Тысяч нитей на литр. 'Тысяч колоний на литр. + найден только в качественных пробах, — не найден.

comta и *C. bodanica*. В остальных озерах летние диатомовые представлены *Melosira granulata*, *M. distans* var. *alpigena*, *Stephanodiscus astraea*, *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis*, причем первые 3 вида достигают наибольшего обилия в озерах Красном и Правдинском, а два последних в эвтрофном оз. Вишневском (табл. 2).

ТАБЛИЦА 3

Таксономическое разнообразие фитопланктона исследованных озер

Отделы водорослей	Озера			
	Вишневское	Красное	Правдинское	Мичуринское
<i>Cyanophyta</i>	28	28	30	16
<i>Chrysophyta</i>	10	13	18	16
<i>Bacillariophyta</i>	56 (32)	86 (38)	78 (35)	102 (48)
<i>Xanthophyta</i>	2	2	2	2
<i>Pyrrophyta</i>	11	16	14	16
<i>Euglenophyta</i>	20	9	8	6 (5)
<i>Chlorophyta</i> :	80 (73)	79 (59)	68 (59)	85 (75)
<i>Chlorococcales</i>	62	50	52	39
<i>Desmidiales</i>	14 (8)	18 (4)	11 (3)	42 (27)
Всего	206 (176)	227 (169)	218 (165)	243 (178)

Примечание. В скобках — число видов в пелагиали озер.

При рассмотрении отдела зеленых водорослей особый интерес представляет соотношение числа видов хлорококковых и десмидиевых в различных озерах; в Красном, Правдинском и Вишневском по числу видов преобладают хлорококковые. Наибольшее их разнообразие, так же как и обилие, наблюдается в оз. Вишневском. Во всех трех озерах к наиболее массовым представителям хлорококковых относятся *Scenedesmus*, *Pedi-*

astrum, *Ankistrodesmus*, *Dictyosphaerium*, *Coelastrum*, а также *Sphaerocystis schroeteri* и *Botryococcus braunii*. В оз. Мичуринском хлорококковые менее разнообразны, чем в остальных озерах. Наибольшего развития здесь достигают виды *Oocystis*, *Crucigenia irregularis*, *Sphaerocystis schroeteri* и *Dictyosphaerium pulchellum*. По числу видов в оз. Мичуринском преобладают десмидиевые водоросли. Помимо общих для всех озер видов: *Closterium aciculare*, *Staurostrum gracile*, *S. paradoxum*, *S. defectum* и *Desmidiium schwartzii*, здесь в массе встречаются также *Closterium acutum*, *Xanthidium antilopaeum*, *Euastrum denticulatum*, *Spondilosium pulchellum* и виды *Cosmarium*. Наибольшее разнообразие и обилие десмидиевых во всех озерах отмечается в июле—августе при максимальном прогреве воды, что, по-видимому, характерно для экологии этих водорослей (Кываск, 1963; Lund, 1971). Исключение составляет *Closterium acutum*, максимум численности которого отмечен в октябре. Считается, что флора, богатая десмидиевыми, приурочена к местам выхода кристаллических пород и слабо минерализованным водам (Болохонцев, 1909; West W., G. West, 1909; Pearsall, 1932; Косинская, 1960, и др.). Разнообразие десмидиевой флоры в оз. Мичуринском, по-видимому, объясняется его сравнительно высоким положением над уровнем моря, слабой проточностью и низким содержанием биогенов.

Вольвоксовые представлены лишь несколькими видами *Chlamydomonas* и *Pandorina morum*, которая в массе встречается летом во всех озерах.

Синезеленые водоросли наименее разнообразны и наименее обильны в оз. Мичуринском. В трех остальных озерах видовое разнообразие их приблизительно одинаковое. Наибольшего развития синезеленые достигают в оз. Вишневском, где в течение всего лета наблюдается устойчивое «цветение» воды. Доминирующими видами синезеленых здесь являются *Aphanizomenon flos-aquae* и *Lyngbya limnetica*. В озерах Красном и Правдинском «цветение» воды носит спорадический характер. Основными видами, вызывающими «цветение» в этих озерах, можно считать *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena lemmermannii*, *Gloeotrichia echinulata* и *Aphanizomenon flos-aquae*. В оз. Правдинском в период устойчивой термической стратификации отмечается также значительное развитие видов рода *Oscillatoria*.

Все встреченные золотистые водоросли — исключительно планктонные организмы, обитатели пелагиали. Ранней весной подо льдом и сразу после вскрытия во всех озерах в массе развиваются нанопланктонные холодноводные хризомонады из родов *Chromulina*, *Chrysococcus*, *Stenokalyx*, *Pseudokephyrion*, *Kephyrion* и др. К этому времени приурочена также вегетация *Synura uvella* и *Mallomonas caudata*, наибольшая численность которых отмечается в озерах Красном и Правдинском. Летом и осенью повсеместно распространены виды *Mallomonas*. Представители рода *Dinobryon* значительного развития достигают только в озерах Мичуринском и Вишневском, причем в оз. Мичуринском массовой формой является довольно редкий вид *Dinobryon marssonii*. Слабое развитие видов *Dinobryon* в озерах Красном и Правдинском, по-видимому, объясняется сравнительно высоким содержанием в их воде фосфатов (Rodhe, 1948).

Пирофитовые водоросли, так же как и золотистые, играют наибольшую роль в весеннем планктоне. В марте—апреле подо льдом и в мае сразу после вскрытия во всех озерах в массе встречаются криптомонады и холодноводные перидинии в первую очередь виды *Cryptomonas* и *Peridinium aciculiferum*. Криptomonеды дают затем вторую вспышку в июне после пика диатомовых. Летом во всех озерах массовым видом является *Ceratium hirundinella*, наибольшая численность которого отмечена в озерах Вишневском и Красном.

Эвгленовые водоросли в исследованных озерах представлены преимущественно видами *Trachelomonas*, которые наиболее разнообразны и многочисленны в оз. Вишневском. Кроме них, массовой формой в этом озере является также *Euglena hemichromata*. В небольшом количестве встречаются представители рода *Phacus*.

Альгофлора исследованных озер в целом довольно разнородна по со-

ставу. Только 89 видов (23%) являются общими для всех четырех озер. Коэффициент общности по Серенсену, позволяющий более наглядно оценить степень сходства, для этих озер составляет 42%. Наиболее близки по видовому составу фитопланктона озера Красное и Правдинское, связанные между собой рекой, их коэффициент общности 82%. Наименьшая степень сходства, как и следовало ожидать, оказалась между озерами Вишневским и Мичуринским — 56%, расположенными в резко отличных ландшафтах и наиболее различающимися по уровню биологической продуктивности. Коэффициенты общности для других озер изменялись в пределах 60—70%.

Обсуждение

Как неоднократно отмечалось в литературе (Findenegg, 1965; Hutchinson, 1967, и др.), довольно трудно выделить виды — показатели той или иной степени трофности водоема. Индикаторами эвтрофного состояния водоемов принято считать большинство синезеленых водорослей, многие эвгленовые, хлорококковые из родов *Pediastrum* и *Scenedesmus*, а из диатомовых при массовом развитии такие виды, как *Melosira granulata*, *Fragilaria crotonensis* и *Synedra acus* (Järnefelt, 1953; 1956). Значительно меньше видов — показателей олиготрофии. К ним относят виды *Rhodomonas*, *Oocystis* и некоторые виды *Peridinium* (Hutchinson, 1967). Многие из этих видов встречены во всех исследованных озерах, которые отличались лишь по уровню численности их популяций (табл. 2). Из видов, встречающихся исключительно в высокоэвтрофном оз. Вишневском, можно отметить хлорококковые: *Pediastrum biradiatum* Meyen, *P. simplex* Meyen, *Polyedriopsis spinulosa* Schmidle, *Lagerheimia subsalsa* Lemm., *L. chodatii* Bern., *Tetraëdron caudatum* (Corda) Hansg., *Coenochloris ovalis* Korschik., *Dispora speciosa* Korschik., *Scenedesmus serratus* (Corda) Bohl. и др.; из эвгленовых водорослей несколько видов *Phacus* и *Trachelomonas*, а также *Strombomonas subcurvata* (Prosch.-Laur.) Defl. Только в наименее продуктивном оз. Мичуринском встречены золотистые водоросли *Uraglenopsis americana* Lemm., *Mallomonas acrokomos* Ruttn., *Dinobryon marssonii* Lemm., диатомовые *Melosira dickiei* (Thw.) Kütz., *Diatoma anceps* (Ehr.) Kirchn., *Gymnodinium paradoxum* Schilling, из пиропитовых и многие десмидиевые. Большинство из этих водорослей не относится к массовым видам, но встречается в планктоне довольно часто.

Попытка связать видовой состав фитопланктона озер с уровнем их трофности была сделана Тунмарком (Thunmark, 1945) и Нигардом (Nyggaard, 1955), которые предложили фитопланктонные индексы, характеризующие трофность водоема по соотношению числа видов тех или иных групп водорослей. Позднее эти индексы были несколько видоизменены (Järnefelt, 1953; Rawson, 1956; Brook, 1965). Однако уже сам Нигард (1955) при сравнении планктонных индексов озер разного уровня трофности пришел к выводу, что они показательны только для крайних типов озер, но не позволяют различить переходы от одного уровня продуктивности к другому в пределах одного трофического типа. Подсчитанные нами для исследованных озер Карельского перешейка планктонные индексы по Нигарду лежат в пределах, приводимых им для эвтрофных водоемов, за исключением индекса синезеленые/десмидиевые для оз. Мичуринского (0—0.4), указывающего на наличие черт олиготрофии у этого водоема. Наиболее полное обобщение подобных работ сделано Хатчинсоном (Hutchinson, 1967), который, указав на ограниченность и условность применения планктонных индексов, предложил более общую классификацию фитопланктонных сообществ по видовому составу, основанную преимущественно на комплексах доминирующих видов.

Согласно классификации Хатчинсона, фитопланктон оз. Вишневского с резким преобладанием синезеленых водорослей и обилием хлорококковых (главным образом видов *Pediastrum* и *Scenedesmus*) и эвгленовых, обилием пиропитовых (*Ceratium hirundinella*), преимущественным разви-

тием *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa* и *Synedra acus* из диатомовых, можно считать эвтрофным. По составу фитопланктона оз. Вишневское приближается к наиболее высокопродуктивным озерам Прибалтики, как правило, мелководным и расположенным в равнинных ландшафтах. Наибольшее сходство фитопланктон оз. Вишневского обнаруживает с фитопланктоном таких озер, как Псковско-Чудское и Выртсъярв (Лаугасте, 1968), Белая Струга (Судницына, 1969), белорусское оз. Батории (Михеева, 1971), польское оз. Миколайское (Hillbricht-Ilkowska, Spodniowska, 1969), шведское оз. Норвикен (Ahlgren, 1970) и датское оз. Тиструп (Kristiansen, Mathiesen, 1964).

Фитопланктон озер Красного и Правдинского с преобладанием диатомовых водорослей (преимущественно видов *Melosira*), синезеленых *Anabaena lemmermannii*, *Gloeotrichia echinulata*, *Microcystis aeruginosa* и пиррофитовых *Ceratium hirundinella* также эвтрофный, типичный для мезотрофных и слабоэвтрофных равнинных озер Финляндии (Järnefelt, 1956) и южной Швеции (Болохонцев, 1909; Thunmark, 1945; Willen, 1959, 1972).

Оз. Мичуринское по составу фитопланктона представляет собой переходный тип. Значительное развитие видов *Melosira* весной и осенью приближает его к мезотрофным равнинным озерам, но сравнительно большое разнообразие десмидиевых и золотистых, доминирование в летнем планктоне видов *Cyclotella* и *Dinobryon*, слабое развитие хлорококковых с преобладанием видов *Oocystis*, *Sphaerocystis Schroeteri* и *Crucigenia irregularis* придают ему черты олиготрофии и позволяют говорить о значительном сходстве его фитопланктона с фитопланктоном озер северного типа (Болохонцев, 1909; Naumann, 1933; Kristiansen, 1964), в частности озер финской и русской Лапландии (Levander, 1905; Воронихин, 1934; Чернов, 1939). По составу фитопланктона оз. Мичуринское сходно с другими озерами Центрального плато (Чечик, 1972), а также с озерами сельгового района Карельского перешейка (Волкова и др., 1969). Промежуточный, смешанный характер фитопланктона отмечен для многих озер Карелии (Чернов, 1949), Ладожского озера (Болохонцев, 1909), озер Латгальской возвышенности (Кумсаре, 1955), некоторых эстонских озер (Порк, 1958) и озер южной Швеции (Болохонцев, 1909; Willen, 1969), расположенных на возвышенностях в отрогах Балтийского щита.

ЛИТЕРАТУРА

- Болохонцев Е. Н. (1909). Ботанико-биологическое исследование Ладожского озера. — Вишневская Е. М., Н. Н. Давыдова. (1967). История озера Красного (Карельский перешейка) по данным диатомового анализа. В кн.: История озер Северо-Запада. Л. — Волкова Л. А., В. Г. Драбкова, Г. И. Лестанская, М. А. Рычкова, Г. А. Стальмакова, Е. С. Хохлова. (1969). Гидробиологическая характеристика озер различных ландшафтов Северо-Запада СССР. Л. — Воронихин Н. Н. (1934). Водоросли и их группировки в озерах Имавдра и Нотозеге (Кольский полуостров). Тр. БИН АН СССР, сер. II, 2. — Косинская Е. К. (1960). Десмидиевые водоросли. Флора споровых растений СССР, 5, 1. — Кумсаре А. Я. (1955). Летний фитопланктон промысловых озер Латвийской ССР и динамика его развития. В кн.: Рыбное хозяйство внутренних водоемов Прибалтики, 1. Рига. — Кываск В. О. (1963). Данные об экологии десмидиевых водорослей озер Эстонии. Сб.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Прибалтики. Рига. — Лаврентьева Г. М., А. П. Романова. (1967). Трофическая оценка водоема, преобразованного химическим методом. Изв. Гос. н.-и. инст. озери. и речн. рыбн. хоз., т. 64. — Лаугасте Р. А. (1968). Фитопланктон Псковско-Чудского озера. Автореф. канд. дисс. Таллин. — Михеева Т. М. (1971). Видовой состав фитопланктона озер Белоруссии. В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск. — Определитель пресноводных водорослей СССР. (1952—1962). 2—8. — Порк К. (1958). О летнем фитопланктоне озер юго-восточной части Эстонской ССР. В кн.: Гидробиологические исследования, 1. Тарту. — Судницына Д. Н. (1969). Фитопланктон озера Белая Струга и его сезонная динамика. Автореф. канд. дисс. Л. — Трифонова И. С. (1976). Фитопланктон и его продукция. В кн.: Биологическая продуктивность озера Красного. Л. — Чернов В. К. (1939). Результаты альгологического обследования озер южной части Мурманской области в связи с поисками диатомитов. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 30, 8. — Чернов В. К. (1949). О географическом распространении водорослей в пресных водое-

мах Карело-Финской ССР и районирование республики по водорослевой растительности водоемов. Тр. 1 научной сессии Карело-Финск. гос. унив. Петрозаводск. — Чечик И. Н. (1972). Влияние минеральных удобрений на развитие фитопланктона в малых озерах Карельского перешейка. Изв. Гос. н.-и. инст. озера и речн. рыбн. хоз., т. 64. — Ahlgren G. (1970). Lake Norrviken, a eutrophicated Swedish Lake. II. Phytoplankton and its production. Schweiz. Zeitschr. Hydrologie, 32 (2). — Brook A. J. (1965). Planktonic algae as indicators of lake types with special reference to the *Desmidiaceae*. Limnology a. Oceanography, 10 (3). — Findenegg I. (1965). Relationship between standing crop and primary productivity. Memorie Ist. Ital. Idrobiol., 18, Suppl. — Hillbricht-Ilkowska A., I. Spodniewska. (1969). Comparison of the primary production of phytoplankton in three lakes of different trophic type. Ecologia Polska, ser. A, XVII (14). — Huber-Pestalozzi G. (1938—1955). Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. Die Binnengewässer, XVI (1—4), Stuttgart. — Hutchinson G. E. (1967). A Treatise on limnology. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. — Järnefelt H. (1953). Plankton als Indikator der Trophiegruppen der Seen. — Järnefelt H. (1956). Zur Limnologie einiger Gewässer Finnlands. Ann. Zool. «Vanamo», 17 (7). — Kristiansen J. (1964). Flagellates from Finnish Lapland. Bot. Tidsskrift, 59. — Kristiansen J., H. Mathiesen. (1964). Phytoplankton of the Tystrup-Bavelse Lakes. Primary production and standing crop. Oikos, 15. — Levander K. M. (1905). Zur Kenntnis des Planktons einiger Binnenseen in Russisch Lapland. Festschrift für Palmen, 11. — Lund J. W. G. (1971). The seasonal periodicity of three planktonic desmids in Windermere. Mitteilung. Internat. Verein. Limnol., 19. — Naumann E. (1933). Limnologische terminologie. Art. «Planktontypen», Abderhalden Handbuch biol. Arbeitsmethoden. IX (18). — Nygaard G. (1955). On the productivity of five Danish Waters. Verh. Internat. Verein. Limnol., 12. — Pearsall W. H. (1932). Phytoplankton in English Lakes. II. The Composition of Phytoplankton in relation to dissolved substances. J. Ecology, 20. — Pearsall W. H., W. Pennington. (1947). Ecological history of the English lake district. J. Ecology, 24. — Rawson D. S. (1956). Algal indicators of trophic lakes types. Limnology a. Oceanography, 1. — Rodhe W. (1948). Environmental requirements of fresh-water plankton algae. Symb. Bot. Upsal., 10 (1). — Thunmar S. (1945). Zur Soziologie des Süßwasser Planktons. Eine methodologisch-ökologische Studie. Folia limnol. Scand., 3. — West W., G. S. West. (1909). Freshwater phytoplankton with special reference to the desmidplankton and the distribution of British desmids. Proc. Royal Soc. Sc. bot., 81. — Willen T. (1959). The phytoplankton of Görvaln, a bay of Lake Mälaren. Oikos, 10. — Willen T. (1969). Phytoplankton from Swedish lakes. II. Lake Assjön 1961—1962. Oikos, 20. — Willen T. (1972). Biological aspects on the large lakes in South Sweden. Verh. Internat. Verein. Limnol., 18 (1).

Институт озерадения АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 X 1974.

УДК 634.776.4 : 577.472 (28) (470.25)

А. П. Белавская, Н. Б. Серафимович

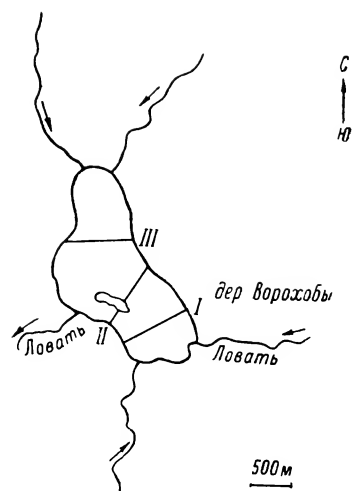
ЗАРОСЛИ ВОДЯНОГО ОРЕХА *TRAPA NATANS* L. S. L. СЕМ. *TRAPACEAE* НА ОЗЕРЕ ВОРОХОБЫ ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

A. P. BELAVSKAYA, N. B. SERAFIMOVICH. BRAKES
OF WATER-CHESTNUT *TRAPA NATANS* L. S. L. ON LAKE VOROKHOBY
IN PSKOV REGION.

Приводятся сведения о флоре и растительности озера Ворохобы — уникального убежища водяного ореха на северной границе его распространения.

Обширный ареал рода *Trapa* ограничен на территории Советского Союза 55—58° с. ш. В европейской части СССР водяной орех распространен до 56° с. ш. (Васильев, 1960). В последние годы появились заметки о находках *Trapa natans* L. s. l. в ряде областей, через которые проходит 56-я параллель: в Московской (Тихомиров, 1964), Рязанской (Гущина, 1970), Владимирской (Шилов, Михайлова, 1970). Для Псковской области *T. natans* отмечен по р. Ловать (Конспект флоры Псковской области, 1970).

Рис. 1. Схема озера Ворохобы.
I—III — ботанические профили.



В августе 1973 г. мы описали заросли водяного ореха на оз. Ворохобы (рис. 1). Это озеро (Псковская обл., Великолукский р-н) расположено к югу от г. Великие Луки и лежит на северной границе ареала рода *Trapa* (чуть севернее 56° с. ш.).

Озеро Ворохобы — уникальный водоем как в ботаническом, так и в ландшафтном отношении. Заросли *Trapa natans* на этом озере — явление, исключительное для Псковской области; они заслуживают специальных ботанических наблюдений и охраны. Вокруг озера расположены сосновые боры на песчаных почвах, местами встречаются почти оголенные сыпучие пески. Этот ландшафт довольно резко переходит в низменные плоские берега озера, поросшие ивняком. Низкий берег полого опускается в плоскую, целиком заполненную илом чашу озера. Озеро проточное — через него протекает р. Ловат и в него впадает несколько ручьев. Площадь озера 240 га. Длина около 4, ширина — 1.5—2 км. Средняя глубина — 1.5, максимальная — 3.0 м. Озеро эвтрофного типа (Лесненко, Абросов, 1973).

ТАБЛИЦА 1
Флора озера Ворохобы

Семейство	Вид
<i>Equisetaceae</i>	<i>Equisetum fluviatile</i> L.*
<i>Ranunculaceae</i>	<i>Ranunculus circinatus</i> Sibth.
<i>Ceratophyllaceae</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.
<i>Nymphaeaceae</i>	<i>Nymphaea candida</i> Presl
	<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith
<i>Rosaceae</i>	<i>Comarum palustre</i> L.
<i>Lythraceae</i>	<i>Lythrum salicaria</i> L.
<i>Trapaceae</i>	<i>Trapa natans</i> L.
<i>Haloragaceae</i>	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.
<i>Umbelliferae</i>	<i>Sium latifolium</i> L.
<i>Butomaceae</i>	<i>Butomus umbellatus</i> L.
<i>Hydrocharitaceae</i>	<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.
	<i>Elodea canadensis</i> Michx.
<i>Alismataceae</i>	<i>Stratiotes aloides</i> L.
	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.
<i>Potamogetonaceae</i>	<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.
	<i>Potamogeton compressus</i> L.
	<i>P. crispus</i> L.
	<i>P. lucens</i> L.
	<i>P. natans</i> L.
	<i>P. perfoliatus</i> L.
<i>Araceae</i>	<i>Acorus calamus</i> L.
<i>Lemnaceae</i>	<i>Lemna trisulca</i> L.
<i>Sparganiaceae</i>	<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.
	<i>Sparganium simplex</i> Huds.
<i>Cyperaceae</i>	<i>S. erectum</i> L.?
	<i>Carex acuta</i> L.
<i>Gramineae</i>	<i>Scirpus lacustris</i> L.
	<i>Glyceria maxima</i> (Hartm.) Holmb.
	<i>Phragmites communis</i> Trin.
	<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link

* Названия растений даны по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

В (табл. 1) приводится список видов озера Ворохобы.

Высшие растения озера представлены 31 видом (30 видов цветковых и 1 вид хвоща) из 18 семейств (табл. 1). Все они являются гидрофитами. По видовому богатству оз. Ворохобы мало отличается от других озер юга Псковской области (например, в оз. Алоль 30 видов, в оз. Белое 24 вида — Белавская, Серафимович, 1973), но резко выделяется среди них наличием редкого для области вида — *Trapa natans*. На озере господствуют 7 видов водных растений, которые занимают большую часть водной поверхности озера: ¹ *Trapa natans* — 20%, *Scirpus lacustris* — 15%, *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea* — 15%, *Ceratophyllum demersum* — 12%, *Stratiotes aloides* — 5% и *Sparganium simplex* — 3%. Примерно 5% приходится на прочие виды.

Площадь зарастания озера составляет почти 75%. Если же учесть, что на участках открытой воды дно покрыто придонными макрофитами, то надо признать это озеро почти целиком заросшим или, как называют такие водоемы, проросшим.

В растительном покрове выделено 9 основных ассоциаций: *Trapa natans* — *Ceratophyllum demersum*, *Trapa natans purum*, *Trapa natans* + *Nymphaea candida*, *Scirpus lacustris*, *Scirpus lacustris* — *Nymphaea candida*, *Phragmites communis*, *Stratiotes aloides*, *Nuphar lutea* + *Nymphaea candida* + *Potamogeton natans*, *Sagittaria sagittifolia* + *Sparganium simplex* + *Nuphar lutea* + *Potamogeton natans*.

Распределение растительности мозаичное. Поясность из-за очень слабого уклона дна отсутствует. Юго-восточная и средняя части озера (рис. 2, профили I и II) почти сплошь покрыты зарослями. В северной части заросли распространяются от восточного берега на 750—800 м, затем идет полоса чистой воды шириной около 650—700 м с редкими куртинами камыша озерного и далее снова тянутся смешанные заросли до самого западного берега — 400—500 м (рис. 2, профиль III).

Растительность озера разнообразна по составу и пространственно очень насыщена. Помимо выделенных нами ассоциаций, можно было бы отметить многие комбинации видов, образующих сложную мозаичную картину зарослей.

В строении растительности часто хорошо выражена ярусность: I — камыш озерный, стрелolist, ежеголовник простой; II — нимфейные, водяной орех и рдест плавающий; III — погруженная растительность — роголистник и уруть. Ярус придонной растительности выражен только там, где II ярус достаточно разрежен.

Заросли водяного ореха, занимающие на озере около 31 га, представлены в основном следующими ассоциациями:

1. Ассоц. *Trapa natans purum*. Глубина 130—150 см. Это наиболее густые заросли с проективным покрытием более 100%. Перекрытие хорошо заметно, так как розетки ореха расположены почти в два этажа, вытесняя друг друга. В толще этих зарослей почти нет других видов. И только в «окнах» воды встречаются *Ceratophyllum demersum* — sp, *Lemna trisulca* — sp. gr, *Scirpus lacustris* — sol, *Potamogeton natans* — sol, *Sparganium simplex* — sol, *Nuphar lutea* — sol. На пробной площадке (10×10 м) от одного до 7 видов.

2. Ассоц. *Trapa natans* + *Nymphaea candida*. Глубина 130—150 см. Проективное покрытие — 70—80%. Кувшинка вкраплена небольшими пятнами в заросли ореха. Отмечено 5 видов: *Trapa natans* — soc₃—soc₂, *Nymphaea candida* — soc₁—sp gr, *Nuphar lutea* — sp gr, *Potamogeton natans* — soc₁, *Myriophyllum spicatum* — sol.

3. Ассоц. *Trapa natans* — *Ceratophyllum demersum*. Глубина — 120—130 см. Проективное покрытие 95—100%. I ярус образован водяным орехом, II ярус — роголистником. Всего в этой ассоциации отмечено 6 видов: *Trapa natans* — soc—soc₃, *Ceratophyllum demersum* — soc—

¹ Оценка проективного покрытия видов дана глазомерно.

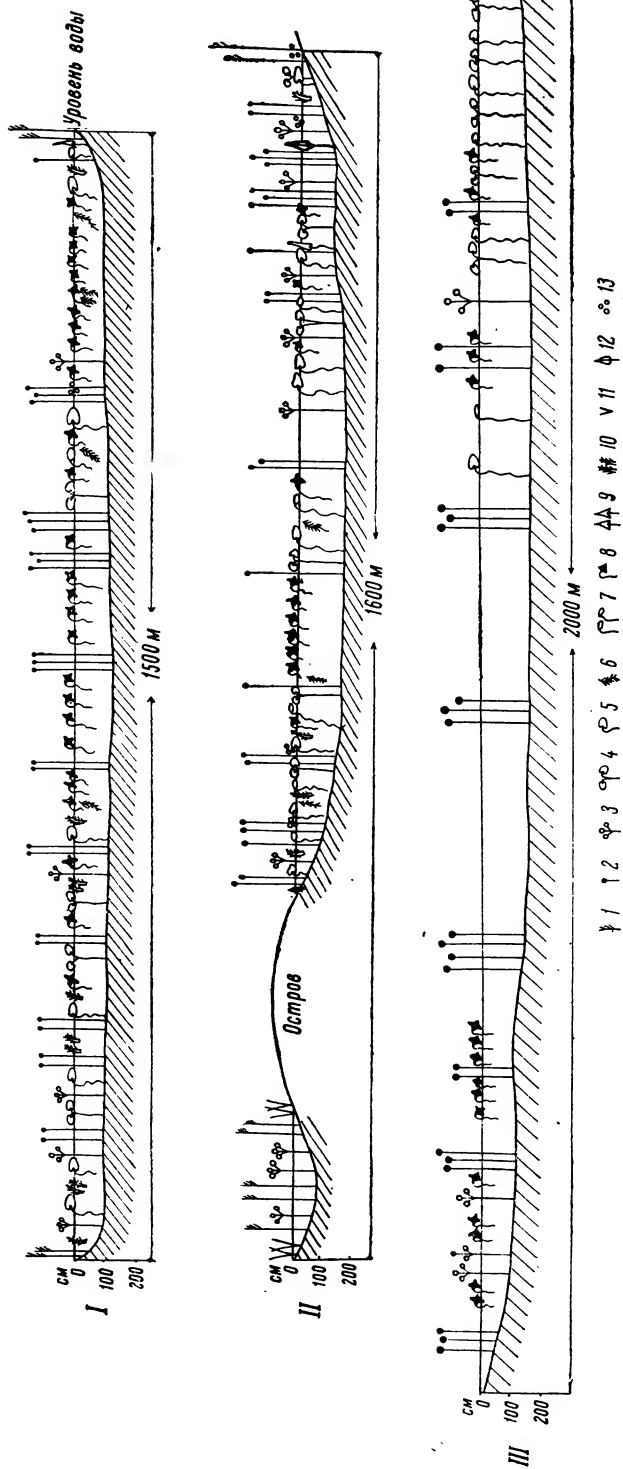


Рис. 2. Размещение растительности на профилях озера Ворохобы (I—III).

1 — тростник, 2 — камыш, 3 — ежеголовник, 4 — кубышка, 5 — кубышка, 6 — роголистник, 7 — ряска, 8 — водный орех, 9 — стрелолист, 10 — телорез, 11 — осока, 12 — частуха, 13 — ряска.

ТАБЛИЦА 2

Продуктивность *Trapa natans*

Ассоциация	Количество розеток	Количество орехов	Вес, г/м ²		Вес одного ореха, г
			общий	орехов	
<i>Trapa natans purum</i>	47	121	813.3	200.0	1.64
<i>Trapa natans</i> + <i>Nymphaea candida</i>	32	73	400.0	180.0	1.08
<i>Trapa natans</i> — <i>Ceratophyllum demersum</i>	66	130	852.0	264.0	2.21
Среднее	48	108	685.1	214.7	1.98

сор₃, *Nuphar lutea* — сор₁, *Sparganium simplex* — сор₁, *Lemna trisulca* — сор, *Spirodela polyrrhiza* — сор.

Продуктивность водяного ореха на оз. Ворохобы в среднем (среднее из 13 укосов) — 685 г/м² воздушно-сухого веса, из них около одной трети (215 г/м²) составляет вес орехов (табл. 2). Наилучшего развития водяной орех достигает в ассоциации *Trapa natans* — *Ceratophyllum demersum*. Здесь он образует наибольшее количество розеток, которые занимают почти всю водную поверхность, и дает максимальную продукцию — 852 г/м². Несколько меньше биомасса ореха в его чистых зарослях (813.3 г/м²). В этих местах у водяного ореха также меньше розеток и несколько слабее плодоношение. Самая низкая продуктивность *T. natans* отмечена в зарослях с нимфейными. Однако и в этих группировках орехи *Trapa* довольно большие, во всяком случае несколько крупнее, чем в его чистых зарослях.

ЛИТЕРАТУРА

Белавская А. П., Н. Б. Серафимович. (1973). Продукция макрофитов некоторых озер Псковской области. Растит. ресурсы, IX, 3. — Васильев В. Н. (1960). Водяной орех и перспективы его культуры в СССР. — Гущина Е. Г. (1970). К распространению *Trapa natans* L. s. l. в Рязанской области. Уч. зап. Рязанск. гос. пед. инст., 106, Ботаника. — Конспект флоры Псковской области. (1970). Л. — Лесненко В. К., В. Н. Аброров. (1973). Озера Псковской области. — Тихомиров В. Н. (1964). Водяной орех (*Trapa natans* L. s. l.) в Московской области. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1. — Шилов М. П., Т. Н. Михайлова. (1970). Экологические и фитоценологические особенности водяного ореха (*Trapa natans*) в пойменных водоемах Владимирской области. Экология, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 I 1977.

В. В. Плотников

ОНТОГЕНЕЗ И СТРОЕНИЕ СПОРОФИТА *HUPERZIA SELAGO* (L.) BERNH. EX SCHRANK ET MART. (*HUPERZIACEAE*) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

V. V. PLOTNIKOV. ONTOGENESIS AND SPOROPHYTE STRUCTURE OF *HUPERZIA SELAGO* (L.) BERNH. EX SCHRANK ET MART. (*HUPERZIACEAE*) IN THE SOUTH URALS

Рассматривается ход роста, ветвления, образования выводковых почек и спороношения спорофита баранца обыкновенного в 30-летней популяции на осушенном торфянике в условиях Южного Урала. Возраст образцов баранца определялся по следам спорангиев, следам прикрепления выводковых почек и размерам растений. Показаны различия между вегетативной и репродуктивной фазами в развитии спорофита. Способность спорофита баранца образовывать радиально «растекающиеся» структуры рассматривается как одна из характерных особенностей не только самых примитивных форм растений, но и наиболее примитивных типов структурно-функциональной организации фитоценозов.

В настоящее время все более раскрывается значение проблем структурно-функциональной организации биологических систем разных уровней. В связи с этим уместно уделить особое внимание исследованию достаточно примитивных природных объектов, рассматривая их как естественные модели более сложных систем высших рангов, чтобы решать на их основе как можно более широкий круг задач.

В целях исследования эволюции структуры фитоценозов нами принят анализ структуры группировок растений некоторых видов плаунов, хвощей и папоротников в лесах Южного Урала и Зауралья. Чтобы пояснить общий замысел работы, процитируем следующее замечание А. Л. Тахтаджяна (1956, с. 138): «Форма роста каламитов, вероятно, очень напоминала некоторые современные виды *Equisetum*, и каламиты выглядели поэтому как гигантские хвощи. Если представить себе заросли хвоща, в которых отдельные растения увеличены до размеров небольших деревьев, то можно получить довольно правильное представление о каламитовых лесах». Развивая эту мысль, группировки плаунов, разумеется, с известными оговорками, можно уподобить зарослям псилофитов, т. е. первых сосудистых растений суши (Комаров, 1961). Предметом настоящего сообщения являются результаты исследования *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (Флора европейской части СССР, 1974).

Биологии баранца обыкновенного посвящены статьи Е. А. Селивановой-Городковой (1965, 1968а, б). В этих работах представлена история исследования этого вида, показаны различия между родами *Huperzia* и *Lycopodium*, особенности развития баранца (преимущественно по результатам наблюдений на Карельском перешейке). Селиванова-Городкова пишет, что это «интереснейшее в теоретическом отношении», полезное и «сравнительно редкое растение» заслуживает бережного отношения.

Вопрос сложный и спорный, применимо ли понятие «онтогенез» к спорофиту папоротникообразного растения. При строгом подходе, несомненно, следует включать в это понятие и гаметофазу. На практике же, особенно в фитоценологических исследованиях, когда о роли гаметофитов в структурно-функциональной организации фитоценозов ничего не известно, понятие «онтогенез», вероятно, можно ограничить пределами спорофита, что и сделано в данном сообщении.

H. selago является многолетним травянистым растением с классическим дихотомическим изотомным, т. е. равновильчатым, ветвлением стебля (Федоров и др., 1962). Тип ветвления, отсутствие специализированных стробилоидов, строение проводящей ткани и гаметофита, — все эти признаки свидетельствуют о предельной примитивности растений данного вида даже среди порядка плаунов.

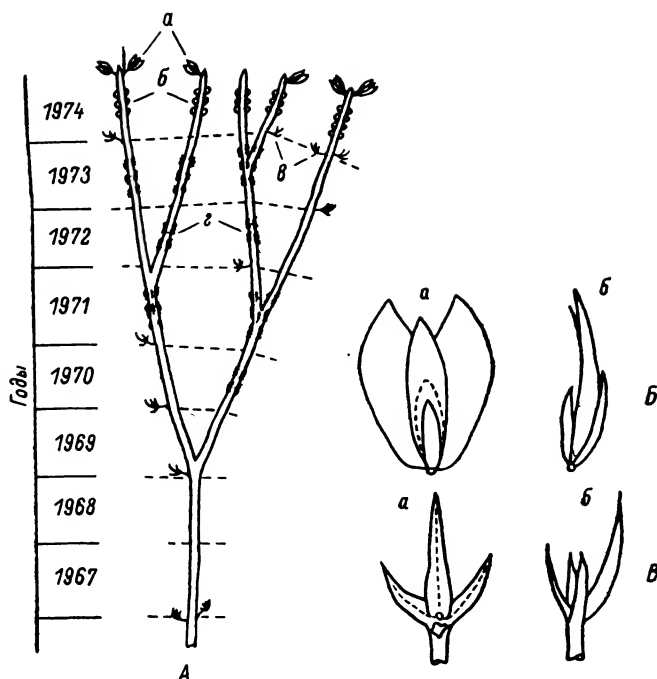


Рис. 1. Морфологические особенности спорофита *Hyperzia selago*.

А — структура побегов; а — выводковые почки; б — спорангии текущего года; в — филлоиды, которые несли выводковые почки; г — следы спорангиев прошлых лет; Б — выводковая почка: а — спереди, б — сбоку; В — филлоид, на котором находится выводковая почка: а — спереди, б — сбоку.

Собранный материал представлял собой образцы отдельных ветвей и целых растений различных размеров, поэтому первой задачей было определение возраста, хода роста и развития (по годам) исследуемых особей спорофита баранца и их частей.

В отличие от настоящих плаунов у баранца между годичными побегами нет валиков, рубцов или перехватов; даже при анатомическом исследовании нельзя обнаружить каких-либо признаков разграничения приростов разных лет. Эту особенность баранца, весьма существенную при проведении полевых ботанических исследований, следует присоединить к перечню различий между родами *Hyperzia* и *Lycopodium*, опубликованному Селивановой-Городковой (1968б). Ветвление стебля баранца происходит нерегулярно, так что и оно не дает указаний на возраст растений. Однако задача определения возраста баранца во многих случаях все-таки разрешима.

Как известно, спорофит *H. selago* образует органы вегетативного размножения — выводковые почки (рис. 1, Б). Они закладываются на концах побегов текущего года, от одной до шести на побеге. При легком прикосновении созревшие почки опадают и дают начало новым растениям баранца в стадии спорофита. Как показал опыт проращивания выводковых почек в лабораторных условиях, у них высокий процент прорастания.

Обыкновенные филлоиды *H. selago* имеют линейно-ланцетную форму; у филлоидов, несущих выводковые почки, — форма трезубца с укороченными боковыми зубцами и дополнительным супротивным шиловидным выростом (рис. 1, В). Филлоиды баранца сохраняются на стебле по крайней мере 20 лет. Поэтому места расположения филлоидов, имеющих форму трезубцев, можно считать границами приростов разных лет. Выводковые почки образуются нерегулярно, т. е. в отдельные годы и на разных побегах одного растения они не формируются; но эти пробелы иногда удается восстановить путем интерполяции приростов гомологичных побегов (как это показано на рис. 1, А).

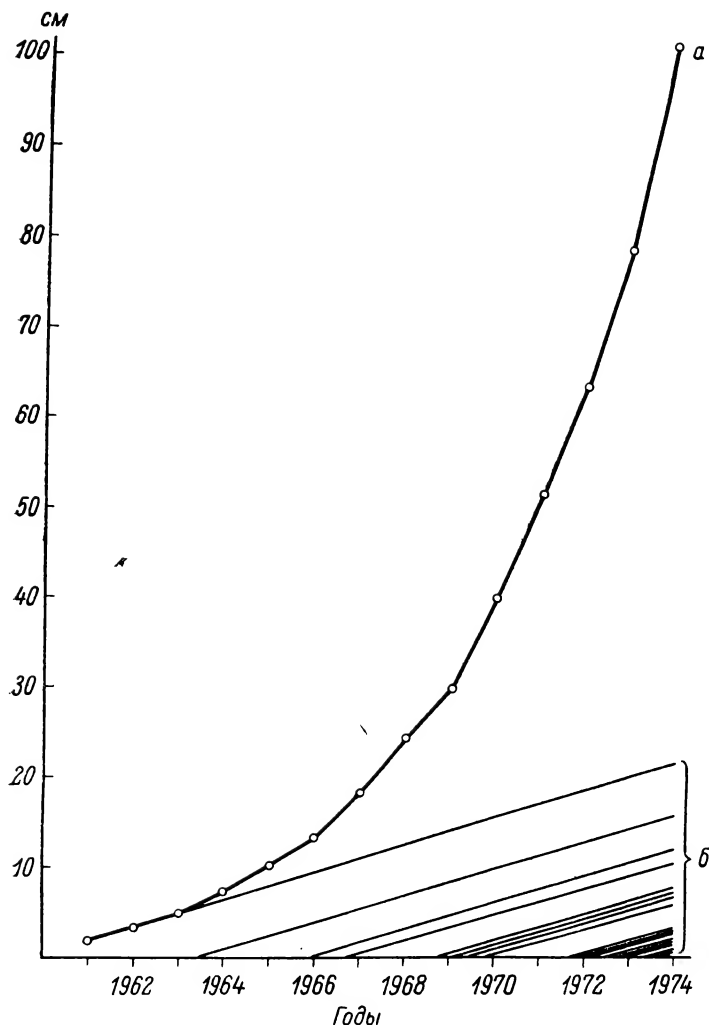


Рис. 2. Ход роста модельной ветви *Huperzia selago*.

а — общая кривая роста, б — ход роста отдельных теломов; по оси ординат — суммарный прирост побега (см).

Спороносные филлоиды и теломы *H. selago* не отличаются в их вегетативной части от стерильных и после осыпания спор в последующие годы сохраняют все прочие функции. Спорангии располагаются в средней части годичного побега в зоне общей протяженностью от 0.2 до 0.8 см. Иногда в определенных условиях верхние спорангии, образовавшиеся в предыдущем году, лишь в текущем полностью созревают. Следы же спорангиев на стебле в виде темно-серых чешуек сохраняются по крайней мере 5—6 лет и также позволяют расчленить побеги на годичные отрезки (рис. 1, А).

Как будет показано ниже, основанием для непрямого определения возраста образцов спорофита баранца является и относительное постоянство размеров годичного прироста его стебля как на отдельных побегах, так и в разные годы. Следует подчеркнуть, что количественные данные, приводимые в настоящей статье, как правило, существенно отличаются от аналогичных сведений Селивановой-Городковой (1968б). Эти различия можно объяснить экологическими и географическими различиями районов исследований и генотипической полиморфностью *H. selago*, которая, вероятно, сопоставима с полиморфностью апомиктов.

Исследованные образцы баранца принадлежат к популяции, возникшей на торфяной залежи североильменского торфяника (Челябинская область, Ильменский государственный заповедник) после его осушения

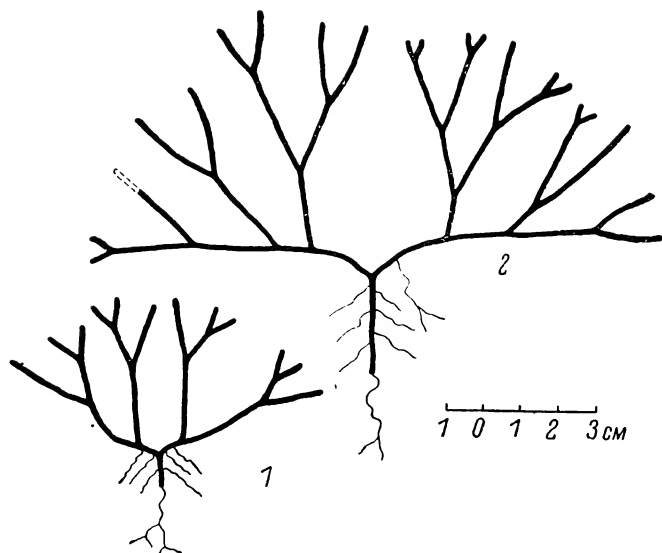


Рис. 3. Модельные экземпляры (1 и 2) *Huperzia selago* (схема).

и эксплуатации в период Отечественной войны 1941—1945 гг. Баранец развивается здесь под пологом березово-сосновых лесов в виде редких (расположенных в десятках метров друг от друга), мелких (диаметром от 5 до 40 см) компактных парциальных кустов. Каждый куст представляет собой по существу отдельную особь, степень целостности которой находится в обратном отношении к ее возрасту. Таким образом, онтогенез спорофита баранца в данном случае является также процессом становления и развития его синузий как структурно-функциональных элементов фитоценоза.

Онтогенез (морфогенез) спорофита баранца можно подразделить на 6 основных процессов: рост, ветвление телом, формирование выводковых почек, образование придаточных корней, спороношение, отмирание побега. Рассмотрим эти процессы в указанной последовательности.

Из-за отсутствия камбия рост баранца является элементарным линейным: он осуществляется лишь в верхушечных точках роста, в апикальных меристемах (Тахтаджян, 1954), и с точки зрения общих проблем морфогенеза (Синнот, 1963) такой рост представляет значительный интерес.

Принято считать, что при изотомном дихотомическом ветвлении отсутствует главный побег. Однако в некотором смысле столь же справедливо утверждать, что все побеги при данном типе ветвления осевые. На рис. 2 показан ход роста по годам одной модельной ветви баранца, имеющей 16 верхушечных окончаний телом, ветвившейся с 1961 по 1974 г. 15 раз (ветвь А модельного растения 4). Общая кривая роста данного растения разложена здесь на элементарные составляющие; каждая из них соответствует ходу роста отдельного телом с момента его ответвления от побега предыдущего порядка. Такого рода разложение показало следующее: 1) рост побегов баранца на изученном отрезке времени происходил с постоянной скоростью, а экспоненциально возрастала лишь частота ветвлений стебля; 2) точки роста текущего года (сколько бы их ни было) расположены примерно на одинаковом расстоянии от исходной точки роста; 3) ветвление побегов происходит с некоторой периодичностью (не каждый год), но в любое время вегетационного периода. Создается впечатление, что линейный рост спорофита баранца происходит автономно, а внешние факторы (осадки, температура и др.) воздействуют главным образом на частоту ветвления телом.

Теперь следует дать детальную характеристику рассматриваемых в работе образцов баранца. Модели 1 и 2 представляют собой одиночные молодые растения и показаны на рис. 3. Они еще не образовывали выводко-

ных почек и спорангиев, поэтому точное определение их возраста и хода роста по годам невозможно. Исходя из их размеров возраст модели 1 может быть определен примерно в 4 года, а модели 2 — в 8 лет. Модель 3 также представляет собой целое растение; на нем только в последние 2—3 года начали появляться в массовом количестве выводковые почки и спорангии, так что возраст его сугубо ориентировочно можно считать равным 11—12 годам. Модель 4 продолжает онтогенетический ряд моделей 1—3, но представляет собой лишь одну из двух примерно одинаковых частей целого растения, возраст которого был не менее 17—18 лет. Модели 5—8 взяты в периферической части крупного (диаметром около 0.5 м) парциального куста или, точнее, клона, центральная часть которого уже усохла и отмерла. Соотношения между моделями 1—8 показаны в таблице.

Характеристика модельных экземпляров *Huperzia selago*

Признаки	Номер модели							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Собственный возраст, годы	4	8	12	15	16	14	17	17
Возраст куста, в котором выделен образец, годы	4	8	12	18	Примерно 30 лет			
Средняя длина побегов, см	5.6	10.6	16.8	21.0	19.6	16.6	17.9	23.7
Общая длина побегов (общий прирост), см	29.0	70.3	299.0	$\frac{268.2^*}{536.4}$	75.3	34.4	35.2	91.8
Число ветвлений телом	11	20	65	$\frac{42}{85}$	9	4	3	9
Число живых точек роста	12	21	62	42	10	5	4	10
Число побегов с выводковыми почками за последние 5 лет по годам	1970	—	3	2	1	—	—	3
	1971	—	4	—	6	1	3	8
	1972	—	5	1	6	2	4	8
	1973	—	20	2	8	5	3	6
	1974	—	27	2	Не учитывались			
Число споросных побегов за последние 5 лет	1970	—	—	15	—	—	—	—
	1971	—	4	21	—	—	—	—
	1972	—	12	25	—	—	—	—
	1973	—	14	34	—	—	—	1
	1974	—	20	35	—	—	—	4

* У модели 4 в знаменателе показаны ориентировочные данные для всего куста.

Модели 5—8 по существу являются укоренившимися отводками целого растения, представляющего собой заключительный этап онтогенетического ряда моделей 1—4.

На рис. 4 показан ход роста побега моделей 4—8, причем модели 6 и 7 объединены, поскольку одна из них является боковой ветвью другой. На рис. 4 четко выделяются две «формы роста»; модель 4 соответствует репродуктивной форме, а модели 5—8 — вегетативной форме роста спорофита *H. selago*. Как видно на рис. 5, столь резкие различия в ходе роста этих двух форм объясняются исключительно разными темпами ветвления телом. Что касается роста отдельных побегов, то его скорость относительно постоянна и равна в среднем 1.1 см в год у вегетативной формы и 1.4 см в год у репродуктивной.

Наши попытки установить геометрическую «систему», по которой происходит ветвление телом баранца (как растение «узнает», где и когда ему следует ветвиться), не увенчались успехом; однако не исключено, что в основе ветвления спорофита *H. selago* лежит простая и изящная схема, построенная, например, по типу архимедовой спирали, как это обнаружено у ряда биоморфологических структур (Синнот, 1963).

Продолжая сравнение разных форм роста спорофита *H. selago*, любопытно проследить далее, как они образуют репродуктивные органы. На

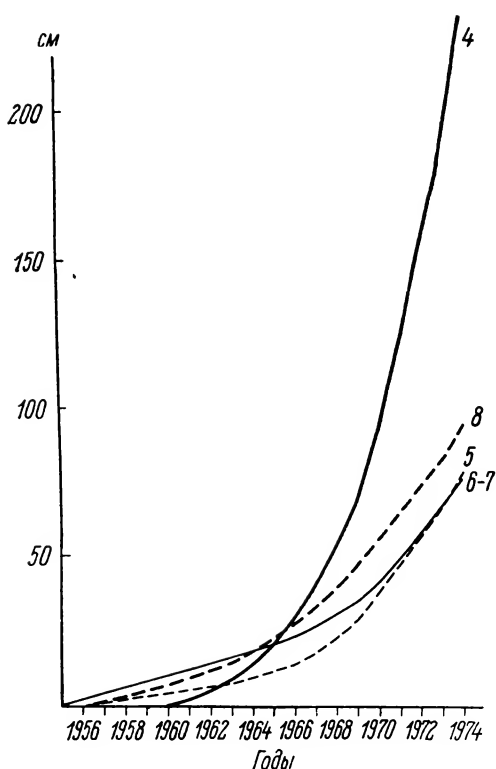


Рис. 4. Ход роста стебля спорофита *Huperzia selago*.

Цифрами обозначены номера моделей, по оси ординат — суммарный прирост побегов (см).

рис. 6 показан ход спороношения и образования выводковых почек на исследованных растениях. Для того чтобы исключить экспоненциальный характер кривых, обусловленный ветвлением побегов, спороношение выражено числом спороносных побегов, отнесенным к числу всех побегов данного года. Так, если все побеги текущего года спороносные, то спороношение выражается числом 1.0, если только половина побегов спороносная, то спороношение составляет 0.5, и т. д. Аналогично, т. е. относительным числом побегов, отражено и образование выводковых почек по годам. Различия между вегетативной и репродуктивной формами здесь про-

являются наиболее отчетливо, а поскольку все исследованные растения принадлежат к одному онтогенетическому ряду, возникает необходимость рассматривать эти формы и как фазы онтогенеза спорофита *H. selago*, т. е. расположить их в единый хронологический ряд, сдвинув данные для репродуктивной формы в начало, а для вегетативной формы — в конец этого ряда.

Как уже отмечалось выше, рассматриваемая популяция *H. selago* образовалась на торфянике после его осушения в период Отечественной войны, поэтому возраст ее не превышает 30 лет; он равен возрасту сформировавшегося здесь древостоя (для модельного дерева сосны возраст определен в 30 лет, для березы — 28 лет). Молодость популяции накладывает на все построения и выводы определенные ограничения, но в то же время позволяет существенно упростить и конкретизировать все рассуждения.

Несомненно, что первые экземпляры баранца образовались здесь путем прорастания гаметофитов, либо из выводковых почек, что значительно менее вероятно, поскольку в окрестных биотопах *H. selago* отсутствует. Первые 8—10 лет после прорастания (для простоты будем считать, что прорастает выводковая почка) спорофит проходит как бы начальную ве-

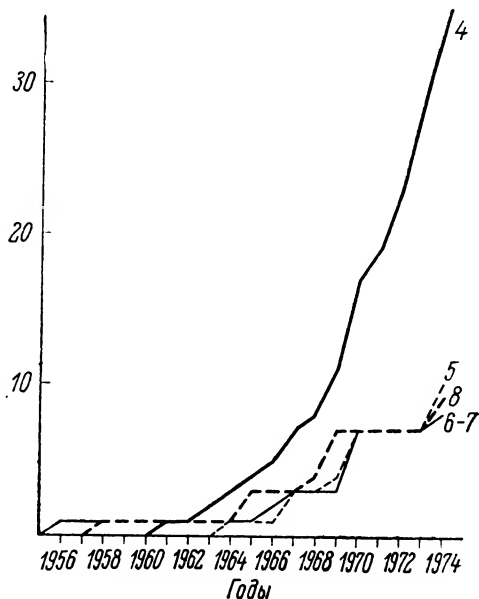
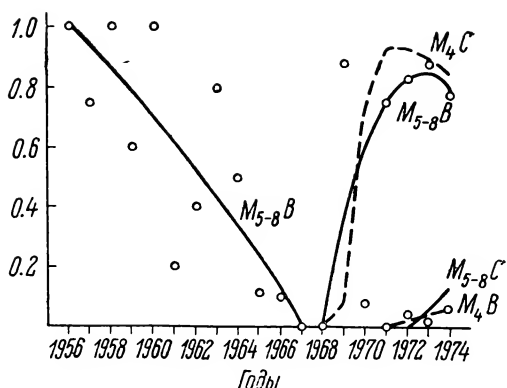


Рис. 5. Ход ветвления спорофита *Huperzia selago*.

Цифрами обозначены номера моделей, по оси ординат — общее число разветвлений тела.

Рис. 6. Ход образования спорофитом *Huperzia selago* репродуктивных органов (кружками обозначены точки, по которым произведено выравнивание).

По оси ординат — относительное число споросных или несущих выводковые точки побегов; С — спороношение, В — образование выводковых почек; М₄ и М₅₋₈ — модели 4 и 5-8.



гетативную фазу, т. е. только растет, ветвится и образует придаточные корни (рис. 3). На 9—10-й год спорофит вступает в начальную, первую репродуктивную фазу, которая длится по крайней мере 5—8 лет. В этот период телом наиболее интенсивно ветвится и почти на каждом годичном побеге закладываются спорангии. Во второй половине этого периода на отдельных побегах начинают появляться выводковые почки. К концу репродуктивной фазы спорофит баранца в данных условиях достигает высоты 20—25 см при общей протяженности ветвей до 3—5 м имеет до 60—80 верхушечных окончаний. Массовое образование спор требует громадных энергетических затрат (Тахтаджян, 1956); нагрузки на корневую систему и проводящую ткань все более возрастают вследствие экспоненциального роста потребностей растения. Одновременно экспоненциально возрастают и механические нагрузки на телом, особенно в его базальной части. В конце концов часть побегов, касающихся поверхности почвы, начинает укореняться самостоятельно, а большая часть теломов усыхает и отмирает. У укоренившихся побегов начинается вторая, вегетативная фаза, которая отстоит на 15—17 лет от начала оттогенеза спорофита баранца и длится также около 15—17 лет. Эта фаза характеризуется резким снижением темпов ветвления телом (в среднем одно ветвление у всех осей за 2 года против 3—5 ветвлений за один год в репродуктивной фазе), полным отсутствием спороношения и довольно регулярным образованием выводковых почек. Характерно, что у побегов, укоренившихся в первой вегетативной фазе, происходит задержка последующих онтогенетических фаз.

Осталось неясным, какой причиной — онтогенетической или чисто экологической — было вызвано полное прекращение образования выводковых почек в 1967 и 1968 гг. (рис. 6). В конце второй вегетативной фазы на отдельных теломках начинают появляться спорангии, что означает вступление теперь уже скорее не особи, а парциального куста или клона баранца в новую репродуктивную фазу.

Неясно, как различаются между собой особи баранца, образовавшиеся из гаметофитов и из выводковых почек или вообще вегетативным путем. Для *Lycopodium annotinum* L. нами установлено, что за 7 лет (с 1968 по 1974 г.) у индивида, образовавшегося из споры, общий прирост осевого и боковых побегов достиг 23.5 см, тогда как у побега, возникшего вегетативным путем, за тот же период общий прирост составил 17.9 м, т. е. был в 76 раз больше.

Вследствие особенностей, присущих онтогенезу спорофита баранца, его парциальные кусты имеют четко выраженную радиальную структуру типа «ведьминых колец», подобных тем, которые образуются мицелием некоторых грибов. Такую структуру, по-видимому, и следует считать наиболее примитивной, свойственной и первичным дикшим типам организации клонов растений суши. Селиванова-Городкова (1968б) отмечает неспособность баранца образовывать «ведьмины кольца» как одну из особенностей, отличающую его от плаунов. Понятия «ведьмино кольцо», или «ведьмин круг», при всей их неопределенности обозначают, как нам представляется, частные проявления радиальной структуры биологических систем. «Итак, у *Huperzia selago* недифференцированные побеги

ежегодно нарастают и обычно спороносятся с одного конца и через 8—15 лет отмирают с другого. Только периферические побеги укореняются в минеральном субстрате; побеги же, расположенные в центре старой, большой (более 1 м в поперечнике) «куртины», нередко укореняются в полуразложившемся слое более старых, в свое время друг на друга полегавших, отмерших и заторфованных частей побегов, иногда образующих слой мощностью в несколько сантиметров» (Селиванова-Городкова, 1968б, с. 87). Цитируемое высказывание, с одной стороны, подтверждает наличие у *H. selago* радиальных структур типа «ведьминых колец», а с другой, иллюстрирует отсутствие различий в данном аспекте между баранцом и плаунами.

Взаимодействие между отдельными клонами в пределах исследуемой популяции баранца практически исключено. Выводковые почки *H. selago* не имеют каких-либо специальных приспособлений для их переноса и, как правило, прорастают в границах парциального куста, способствуя поддержанию максимального уровня его плотности. Происхождение и эволюционный смысл этого специфического способа размножения баранца неясны, хотя логично считать, что подобный способ размножения совершенно естествен для лиановидных форм растений.

От вопросов эволюции основных физиологических функций, генетических и морфолого-анатомических структур до проблем эволюции формы сосуществования растительных организмов в сообществах — таков диапазон задач, в решении которых может оказаться полезным ясное представление об особенностях онтогенеза древних и примитивных растений, к числу которых относится *Huperzia selago*.

В нашем исследовании установлены некоторые пространственно-временные параметры, характеризующие развитие спорофита *H. selago* в конкретной природной популяции. Для баранца характерно «растекание» фитомассы спорофита из исходной точки в результате образования концентрических колец. Процесс этот протекает с относительно постоянной скоростью и характеризуется предельно высокой плотностью фитомассы на периферии клона (это обусловлено тем, что ветвление телом носит экспоненциальный характер и усиливается прорастанием выводковых почек). Все это сообщает клональным группировкам баранца черты предельной «агрессивности» при освоении пригодного для жизни субстрата. Хотя нам и не приходилось наблюдать смыкания отдельных клонов баранца, нетрудно представить, что в данном случае, вероятнее всего, произойдет массовая гибель побегов в зоне их контакта. В то же время очевидно, что при этом могут в полной мере выявиться клоны, обладающие определенными селективными преимуществами.

ЛИТЕРАТУРА

- Комаров В. Л. (1961). Происхождение растений. — Селиванова-Городкова Е. А. (1965). Лекарственное значение и биологические особенности баранца — *Huperzia selago* (*Lycopodium selago*). В кн.: Пробл. совр. бот., II. — Селиванова-Городкова Е. А. (1968а). Возможно ли использование спор баранца — *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (Syn. *Lycopodium selago* L.). Тр. Ленингр. хим.-фарм. инст., 26, 5, Вопросы фармакогнозии. — Селиванова-Городкова Е. А. (1968б). Баранец — *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart., наименование, морфология, биология и сравнение с плаунами. Тр. Ленингр. хим.-фарм. инст., 26, 5, Вопросы фармакогнозии. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. — Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. — Флора европейской части СССР. (1974). 1.

Институт экологии растений и животных
Уральского научного центра
АН СССР,
Свердловск.

Получено 23 XII 1974.

Т. М. Киселева

СТРУКТУРА ЛИСТА И ПЛАСТИДНОГО АППАРАТА НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ВИДОВ ЕЛОВОГО ЛЕСА

T. M. KISELYOVA. STRUCTURE OF LEAVES AND PLASTID APPARATUS
IN SOME HERBACEOUS SPECIES OF SPRUCE FOREST

Травянистые растения елового леса *Linnaea borealis*, *Majanthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia*, *Trientalis europaea*, исследованные в Ленинградской области, имеют теневую структуру листа и пластидного аппарата. Хлоропласты крупные, немногочисленные; у некоторых видов они встречаются и в эпидерме. Число хлоропластов — $(5.5-15.8) \cdot 10^6$ — и их суммарная поверхность ($4.5-11.6 \text{ см}^2$) на 1 см^2 листа невелики.

Полученные данные сходны с литературными сведениями о пластидном аппарате других лесных теневых растений.

Исследование ассимиляционного аппарата травянистых растений ельников представляет большой интерес, так как они произрастают под пологом еловых древостоев в условиях сильного затенения, а это определяет формирование у них определенных адаптивных особенностей. Так, в еловых лесах Ленинградской области летом освещенность под пологом леса в полдень составляет не более 500—1000 лк.

Анатомическое строение листьев и других надземных органов растений еловых лесов описано в ряде работ (Варминг, 1902; Wassher, 1946; Василевская, 1954; Вихирева-Василькова, 1970; Каверзнева, 1972, и др.), но в них дана только общая характеристика структуры листа. Между тем для растений, произрастающих в столь своеобразных световых условиях, важно подробное изучение их ассимиляционных тканей и особенно пластидного аппарата, так как этот вопрос составляет часть проблемы о путях адаптации структурного аппарата фотосинтеза к различным условиям существования.

В настоящее время проводятся исследования пластидного аппарата как элемента структурной регуляции фотосинтеза (Кахнович, Климович, 1971; Цельникер и др., 1971; Цельникер, 1973, 1975; Горышина и др., 1975; Горышина, Заботина, 1977).

Наша работа посвящена изучению анатомической структуры листа и его пластидного аппарата у некоторых видов травянистых растений еловых лесов Карташевского лесхоза Гатчинского района Ленинградской области. Исследования проводились в лаборатории экологии растений Ленинградского университета под руководством Т. К. Горышиной. В июне—июле 1975 г. был изучен ряд видов ассоциации ельник кисличник, имеющих в ней высокое обилие или встречающихся рассеянно: грушанка *Pyrola rotundifolia* L., кислица *Oxalis acetosella* L., линнея *Linnaea borealis* L., майник *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt и седмичник *Trientalis europaea* L. Освещенность под пологом леса на высоте исследуемых растений в дневные часы составляла 1—2% от освещенности на открытом месте.

Для изучения были взяты листья, закончившие рост. Срезы свежих листьев просматривали под световым микроскопом. Число клеток на единицу площади или объема листа определяли на основании измерений толщины мезофилла и размеров клеток по методу Т. Н. Годнева и Н. С. Судника (1956); измерения проводились в 30-кратной повторности. Исходные данные для характеристики пластид были получены в результате подсчета хлоропластов в клетках в 50-кратной повторности. Размеры хлоропластов измерялись на микрофотографиях тангентальных срезов листьев в 300-кратной повторности. Поверхность и объем хлоропластов вычисляли по формулам Чезаро для эллипсоида. Суммарные количественные характеристики пластидного аппарата (число хлоропластов на 1 см^2 листа и на 1 см^3 мезофилла, суммарная поверхность и суммарный объем хлоропластов) были получены путем расчетов.

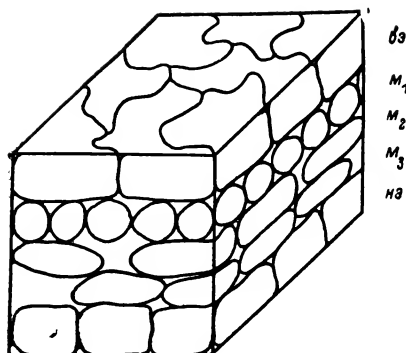


Рис. 1. Анатомическое строение пластинки листа *Oxalis acetosella* (схема).

вз — верхняя эпидерма; нз — нижняя эпидерма;
м₁ — верхний слой мезофилла; м₂ и м₃ — остальные слои мезофилла.

Результаты были обработаны статистически (Рокицкий, 1967). Все полученные данные оказались достоверными; средняя ошибка не превышала 5%. Результаты исследований позволяют охарактеризовать ассимиляционные ткани растений, произрастающих в теневых условиях.

Исследуемые виды имеют тонкую листовую пластинку, причем эпидерма составляет от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ толщины листа. Мезофилл состоит из 3—7 рядов клеток с большим количеством межклетников. Типичная палисадная ткань отсутствует, но верхний ряд клеток мезофилла несколько отличен от нижележащих рядов (рис. 1). Для него характерны более компактное расположение клеток и их округлая или овальная форма.

Клетки мезофилла крупные (табл. 1), овальные, расположены рыхло. Такое строение характерно для кислички, майника, седмичника.

ТАБЛИЦА 1

Некоторые количественные признаки листьев пяти видов растений елового леса (Ленинградская область)

Вид	Толщина, мкм			Поперечный срез листа, диаметр клетки верхнего слоя мезофилла, мкм	Губчатая ткань, длина клетки, мкм	Число слоев мезофилла		Число клеток мезофилла на 1 см ² листа, п. · 10 ⁶
	листа	мезофилла				всего	верхних	
		всего	верхнего					
<i>Oxalis acetosella</i>	108.3±0.56	52.2±0.44	22.0	21.6±0.11	54.4±0.38	3.1	1.0	0.31
<i>Trifentalis europaea</i>	100.8±0.69	63.6±0.50	21.8	21.6±0.15	76.0±0.69	3.7	1.0	0.35
<i>Majanthemum bi- folium</i>	133.9±0.44	90.0±0.44	21.6	20.9±0.18	82.8±0.74	4.5	1.0	0.31
<i>Pyrola rotundifolia</i>	135.7±0.83	101.5±0.92	—	—	55.1±0.47	5.2	—	0.24
<i>Linnaea borealis</i>	139.3±0.82	97.2±0.98	46.1	20.8±0.20	52.9±0.51	4.8	2.0	0.60

Число клеток мезофилла на единицу поверхности листа варьирует у разных видов от 0.2 до 0.6 млн, что зависит от общего количества слоев клеток в листе, а также от дифференциации мезофилла на слои клеток, различающихся по размерам. Так, у грушанки крупные клетки мезофилла одинаковы во всех рядах и соответственно число клеток мезофилла на единицу площади листа наименьшее ($0.24 \cdot 10^6$). Это свидетельствует о более теневой структуре ее листа. Для линнеи, напротив, характерны более мелкие клетки мезофилла, особенно двух его верхних слоев, отсюда число клеток на 1 см² листа наибольшее ($0.6 \cdot 10^6$). Это указывает на несколько более световую структуру ее листа. Остальные виды имеют типичное теневое строение. Эти данные согласуются и с условиями освещенности, в которых произрастают изученные растения. Так, линнея встречалась всегда в более разреженных местообитаниях, где освещенность в дневные часы составляла около 1000 лк; остальные виды произрастали в местообитаниях, в которых освещенность на высоте исследуемых растений днем не превышала 500—600 лк.

Хлоропласты в клетках нижних и верхних слоев мезофилла расположены диффузно, горизонтально. Они имеют округлую или овальную форму и интенсивную зеленую окраску.

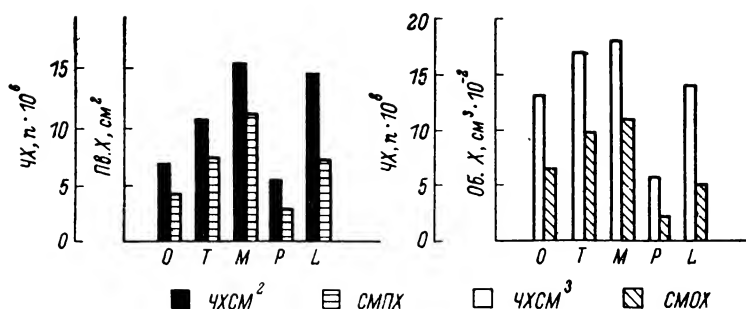


Рис. 2. Характеристика пластидного аппарата листьев некоторых травянистых растений ельников Ленинградской области.

$ЧХСМ^2$ — общее число хлоропластов на 1 см² листа, $СМПХ$ — их суммарная поверхность, $ЧХСМ^3$ — общее число хлоропластов на 1 см³ мезофилла, $СМОХ$ — их суммарный объем; *O* — *Oxalis acetosella*, *T* — *Trientalis europaea*, *M* — *Majanthemum bifolium*, *P* — *Pyrola rotundifolia*, *L* — *Linnaea borealis*. По оси ординат: $ЧХ$ — число хлоропластов, $Об. X$ — объем хлоропластов, $ПХ$ — поверхность хлоропластов.

По числу хлоропластов в одной клетке мезофилла исследуемые растения незначительно отличаются друг от друга (табл. 2), за исключением майника, у которого их в 2—2.5 раза больше, а также отчасти у седмичника. Длина хлоропластов варьирует от 5.0 до 7.3 мкм. Обнаружены мелкие немногочисленные хлоропласты в нижней эпидерме седмичника и линнеи. У грушанки небольшое число их имеется в верхней и нижней эпидерме; по своим размерам они почти не уступают хлоропластам мезофилла.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика пластидного аппарата пяти видов травянистых растений елового леса (Ленинградская область)

Вид	Число хлоропластов			Длина хлоропласта, мкм	Суммарная поверхность хлоропласта, см ² · см ⁻² листа	Суммарный объем хлоропласта, см ³ · см ⁻³ мезофилла, г · 10 ⁻²
	в одной клетке	на 1 см ² мезофилла, п · 10 ⁶	на 1 см ³ мезофилла, п · 10 ⁹			
<i>Oxalis acetosella</i>	23.0±0.28	7.1	1.3	6.4±0.11	4.5	6.2
<i>Trientalis europaea</i>	31.1±0.45	10.9	1.7	7.0±0.13	7.8	9.7
<i>Majanthemum bifolium</i>	51.6±0.27	15.8	1.8	7.3±0.15	11.6	11.0
<i>Pyrola rotundifolia</i>	22.9±0.22	5.5	0.6	5.0±0.11	2.7	1.8
<i>Linnaea borealis</i>	23.6±0.32	14.1	1.4	5.5±0.13	7.4	5.0

Для оценки возможности поглощения света листом весьма существенными характеристиками являются поверхностная плотность хлоропластов (их число на 1 см² листа), а также их суммарная поверхность. У исследованных видов число хлоропластов варьирует от 5.5 до 15.8 млн на 1 см² листа (рис. 2), соответственно суммарная поверхность хлоропластов у них колеблется от 2.7 до 11.6 см² на 1 см² листа. Степень наполнения листа хлоропластами (с учетом толщины ассимилирующей ткани) отражают их объемная плотность (число хлоропластов в 1 см³ мезофилла) и суммарный объем хлоропластов. Майник характеризуется максимальной плотностью, суммарной поверхностью и суммарным объемом хлоропластов (рис. 2), которые в 4—6 раз превышают соответствующие величины у грушанки. Остальные виды по этим показателям более или менее приближаются к майнику.

Таковы характеристики пластидного аппарата в листьях типичных таежных теневых растений. У разных видов они имеют много общего, но все же несколько различны. Так, грушанка по всем показателям, за исключением размеров хлоропластов, является наиболее теневым растением. Линнея

по анатомической структуре листа, а майник по структуре пластид сходны со световыми растениями. Кислица и седмичник — пример типично теневых растений. Таким образом, у лесных травянистых теневых растений могут быть некоторые элементы структуры светового характера.

Сравним наши данные со сведениями об ассимиляционном аппарате травянистых видов ельников других географических районов. Таких данных, к сожалению, очень мало. В ельниках Западных Карпат *Homogune alpina* (L.) Cass. и *Soldanella hungarica* Simk., несмотря на некоторые световые черты строения листа (толстый мезофилл, ярко выраженная палисадная ткань), имеют пластидный аппарат более теневого характера; хлоропласты крупнее, а их плотность, суммарная поверхность и объем меньше, чем у травянистых видов ельников Ленинградской области (Горышина, Заботина, 1977). То же можно сказать и о теневых растениях дубового леса, где летом освещенность в полдень в затененных местах составляет 500—700 лк (Горышина, Нешатаев, 1974); по структуре пластидного аппарата они имеют еще более теневой характер (Горышина и др., 1975).

Иную картину дает сравнение наших данных с данными о структуре ассимиляционного аппарата лесных растений, произрастающих в условиях сильной освещенности и имеющих световую структуру листа. Так, у травянистых растений наших ельников поверхностная плотность хлоропластов листа и их суммарная поверхность значительно меньше, чем у *Homogune alpina* и *Soldanella hungarica*, растущих на субальпийских лугах и приобретающих здесь ряд световых черт (Горышина, Заботина, 1977). Правда, объемная плотность хлоропластов в 1 см³ мезофилла больше у травянистых видов ельников Ленинградской области. Еще больше отличаются от растений наших ельников ранневесенние эфемероиды лесостепной дубравы (*Scilla sibirica* Andrews, *Corydalis halleri* Willd., *Ficaria verna* Huds.), развивающиеся под пологом леса при сильной освещенности. У них число хлоропластов на 1 см² листа составляет от 15.0 до 52.0 млн (Горышина и др., 1975), а у наших видов — от 5.5 до 15.8 млн. Суммарная поверхность хлоропластов также значительно выше у эфемероидов. Но по объемной плотности они уступают растениям ельников Ленинградской области.

Отметим также, что у лесных растений, находящихся в условиях сильного освещения, размеры хлоропластов меньше, чем у видов, растущих в условиях затенения. На это указывал еще В. Н. Любименко (1924), а позже отметили Ю. Л. Цельникер (1973, 1975), А. Т. Мокроносков и Р. И. Багаутдинова (1974), Т. К. Горышина с сотрудниками (1975) и Т. К. Горышина, Л. Н. Заботина (1977).

Таким образом, виды, находящиеся в относительно одинаковых условиях освещенности, близки друг к другу не только по структуре листа лесных растений, но и по основным параметрам пластидного аппарата. Травянистые виды ельников Ленинградской области характеризуются теневыми чертами структуры листа и пластидного аппарата, однако структура последнего оказалась наиболее теневой у летневегетирующих видов дубрав.

ЛИТЕРАТУРА

- Варминг Е. (1902). Распределение растений в зависимости от внешних условий. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Вихирева-Василькова В. В. (1970). Анатомическое строение листьев. В кн.: Экология и биология растений лесотундры. Л. — Годнев Т. Н., Н. С. Судник. (1956). О концентрации хлорофилла в хлоропластах листа черешни в зависимости от светового режима. Физиол. раст., 3, 4. — Горышина Т. К., Л. Н. Заботина. (1977). Исследование ассимиляционного аппарата у некоторых видов под пологом елового леса и на субальпийском лугу в Карпатах. Лесоведение, 2. — Горышина Т. К., Л. Н. Заботина, Е. Г. Пружина. (1975). Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. Экология, 5. — Горышина Т. К., Ю. Н. Нешатаев. (1974). Основные черты микроклимата дубового леса. В кн.: Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве. Л. — Каверзнева Ю. Г. (1972). Строение листа у некоторых видов сем. *Ericaceae*. Бот. ж., 57, 8. — Кахнович Л. В., А. С. Климович. (1971). Фотосинтетический аппарат в зависимости от интенсив-

ности света. Физиол. раст., 18, 5. — Любименко В. Н. (1924). Биология растений. Л. — Мокроносов А. Т., Р. И. Багаутдинова. (1974). Динамика хлоропластов в листьях картофеля. Физиол. раст., 21, 6. — Мокроносов А. Т., Р. И. Багаутдинова, Е. А. Бубнова, И. В. Кобелева. (1973). Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой тканях листа. Физиол. раст., 20, 6. — Мокроносов А. Т., Р. И. Багаутдинова, Г. П. Федосеева, Г. Ф. Некрасова, Р. А. Борзенкова, С. К. Назаров. (1973). Структурная и функциональная динамика листа в онтогенезе. В кн.: Вопросы регуляции фотосинтеза. Свердловск. — Рокицкий П. Ф. (1967). Биологическая статистика. — Цельникер Ю. Л. (1973). Ритмы роста тканей, хлоропластов и детерминация признаков световой и теневой структуры листа у клена остролистного. Физиол. раст., 20, 6. — Цельникер Ю. Л. (1975). Влияние интенсивности света на оптические свойства хлоропластов и тканей листьев древесных пород. Физиол. раст., 22, 4. — Цельникер Ю. Л., И. С. Малкина, М. Ф. Князева. (1971). Реакция фотосинтетического аппарата клена остролистного на изменение режима освещения. Физиол. раст., 18, 6. — W a s s h e r J. (1946). Comparative anatomical studies in some *Vaccinium* species. *Nederlandsche dendrologische vereniging vijftiende jaarboek*, p. 65—112.

Ленинградский государственный университет.

Получено 23 IV 1976.

УДК 581.5+911 582.34 : 581.526.53 (575) 634.948

Г. С. Каленов

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *TORTULA DESERTORUM* BROTH. В ПУСТЫНЯХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

G. S. K A L E N O V. ENVIRONMENTAL AND GEOGRAPHICAL
INVESTIGATION OF *TORTULA DESERTORUM* BROTH. DISTRIBUTION
IN MIDDLE ASIA DESERTS

Рассматриваются некоторые экологические и географические аспекты распространения *Tortula desertorum* Broth. и ряда других видов этого рода (*T. transcaspica*, *T. ruralis*, *T. raddei*) в пустынях Средней Азии. Указывается, что пространственное распределение мхов рода *Tortula* в пределах их ареала зависит не только от выпаса, но также от климатических факторов, химизма почвогрунтов, элементов рельефа и т. д. При уточнении экологических ниш и границ распространения тортулевых мхов в некоторых районах был использован материал аэрофотосъемок.

Среди растительного мира пустынь Средней Азии в последнее время все большее внимание начинают привлекать мхи из рода *Tortula* (*T. desertorum*, *T. transcaspica*, *T. ruralis*, *T. raddei*). Интерес к изучению этих видов несомненно вызван их исключительно мощным средообразующим влиянием, с которым приходится сталкиваться исследователям природы пустынь. Правда, многие эколого-географические особенности тортулевых мхов все еще не вполне ясны. Отчасти это обусловлено тем, что до сих пор им не уделялось должного внимания (возможно, потому, что они не являются кормовыми растениями).

В данной статье сделана попытка эколого-географического анализа тортулевых мхов. Однако, учитывая ведущую роль в моховых синузиях Средней Азии *Tortula desertorum* Broth., а также для упрощения изложения материала, ниже будет употребляться название только этого вида мха, под которым следует подразумевать группу близких видов рода *Tortula*. Синтетическое, обобщенное представление об этих видах *Tortula* возможно и по той причине, что все они (по отношению к влаге) требуют сходных экологических условий.

Как отмечает Е. П. Коровин (1961), тортулевая формация впервые была описана в Кызылкумах А. С. Порецким. С тех пор большинство исследователей растительного покрова среднеазиатских пустынь в той или иной мере касались условий произрастания *T. desertorum* (Шингарева, 1940; Виктор, 1940).

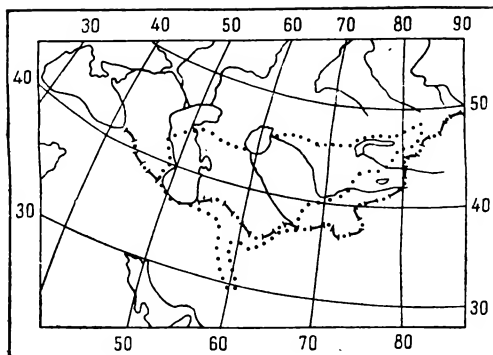


Рис. 1. Примерный ареал *Tortula desertorum* в пределах Ирано-Туранской подобласти.

ской подобласти (рис. 1). Чаще всего он встречается в Заунгузских Каракумах, Кызылкумах, в некоторых районах южной части Устюрта. Заметно участие в растительном покрове тортулы в песках Учтаган, Кумсебшен, на северной окраине и местами на востоке Низменных Каракумов, в ряде районов Обручевской степи, в Западных Муюнкумах, Таукумах, Сары-Ишыкотреу и на некоторых прикаспийских песках. Самым северным районом, где отмечено произрастание тортулы, являются Приаральские Кызылкумы (Курочкина, 1960; Востокова, Вышивкин, 1961) и пески Сары-Ишыкотреу (Гвоздева, 1960). По-видимому, северная граница распространения *T. desertorum* ограничена широтами 45—46°. Во всяком случае, в некоторых пустынях северного типа (пески Сам, Большие и Малые Барсуки, Приаральские Каракумы, Бетпакдала) произрастание тортулы не отмечается (Гаель и др., 1950; Кубанская, 1960; Викторов, 1971). Исключением, по-видимому, является район подножий гор Коксенгир, расположенный в Центральном Казахстане, где тортула обнаружена в сообществе тасбиюргуна (Абрамова, Абрамов, 1969), и район Прииртышских песков (Курочкина, 1966).

Произрастает тортула на различных по литологии субстратах — песчаных, щебнистых, суглинистых, но основной ареной ее жизни являются песчаные пустыни. Пожалуй, наиболее обширные площади *T. desertorum* занимает в западной половине Заунгузских Каракумов. В этом районе мох покрывает местами до 40—70% территории (рис. 2) и наряду с *Haloxylon persicum* и *Carex physodes* может быть отнесен к ландшафтообразующим растениям.

Давно замечено, что на участках с развитым моховым покровом большая часть кустарников и трав выглядит угнетенной, а в ряде случаев наблюдаются «кладбища» из усохших растений. Эти факты свидетельствуют о сильной конкурентной способности *T. desertorum*, с которой не может сравниться даже дернина *Carex physodes*.

В условиях расчлененного песчаного рельефа мох предпочитает поселяться в межгрядовых понижениях и котловинах, а также на склонах гряд и бугров преимущественно северной экспозиции. Он выбирает участки, где верхние горизонты почвы наиболее благоприятны по условиям увлажнения. Это означает, что основным источником влаги для мха являются атмосферные осадки. Поэтому жизнедеятельность тортул протекает в основном в весенний период, а также в отдельные теплые зимы, когда выпадает основная масса атмосферных осадков. Моховой покров, как губка, удерживает влагу и при малейшем потеплении сразу начинает расходовать ее, в то время как большинство цветковых растений может еще находиться в стадии покоя или проявлять лишь первые признаки начала вегетации. Перехватывая влагу атмосферных осадков и расходуя ее, тортула ухудшает водообеспеченность других видов растений, особенно в годы, когда осадков выпадает значительно меньше нормы. На впитывание большого количества почвенной влаги *T. desertorum* указывает Л. Я. Курочкина (1960). По данным Ю. М. Мирошниченко (1975), разрушение дернины мха

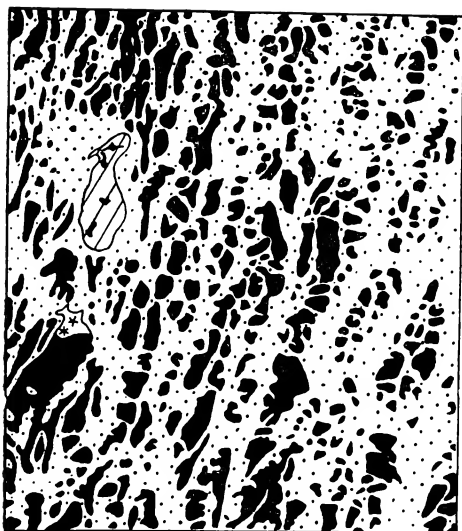


Рис. 2. Фрагмент карты распространения *Tortula desertorum* в западной части Заунгузских Каракумов, составленной по аэрофотоснимку м. 1 : 28 000.

1 — пески, 2 — сообщества *Tortula desertorum*, 3 — солончак, 4 — такыр.

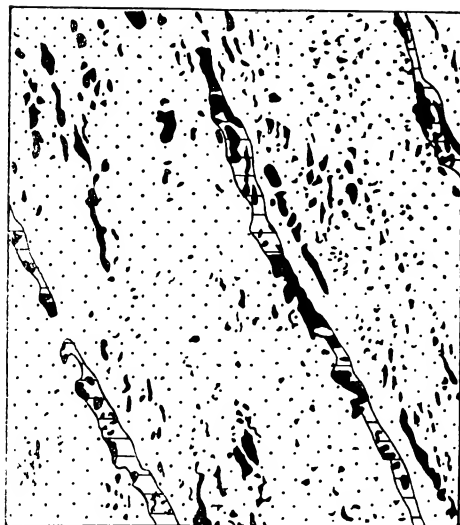


Рис. 3. Фрагмент карты распространения *Tortula desertorum* в центральной части Заунгузских Каракумов, составленной по аэрофотоснимку м. 1 : 28 000.

1 — пески, 2 — щебнистые поверхности (кыры), 3 — сообщества *Tortula desertorum*.

способствует лучшему сохранению влажности почвогрунтов. Например, в слое 50—100 см количество влаги было больше на 48%, а в слое 100—120 см — на 67% по сравнению с участком, где моховой покров не нарушался. Превосходство в борьбе за влагу в пустыне позволяет тортуле подавлять развитие всех других растений, к каким бы жизненным формам они ни относились, за исключением, может быть, некоторых видов лишайников (*Collema minor*, *Psora decipiens*), с которыми мох нередко произрастает совместно (Викторов, 1956; Лавров, 1973).

Массовое разрастание мохового покрова в различных пустынных районах в большинстве случаев связывают с отсутствием более или менее регулярного выпаса. С этим мнением нельзя не согласиться. Поэтому рациональная система введения пастбищного хозяйства, по-видимому, является одним из решающих условий предотвращения омоложения пустынных территорий. Однако если рассматривать распространение *T. desertorum* в широком географическом плане, то выявляются особенности в его пространственном размещении, которые не всегда можно объяснить наличием или отсутствием выпаса. Так, анализ эколого-географических особенностей произрастания *T. desertorum* в Заунгузских Каракумах показывает следующую картину. Моховой покров распространен преимущественно в их западной половине, занимая здесь значительные участки межгрядовых понижений, местами склоны гряд северной экспозиции и иногда плоские вершины кыровых (щебнистых) гряд (рис. 2).

Заметное сокращение площадей, занятых мхом, наблюдается на границе между западной и восточной частями Заунгузских Каракумов (рис. 3) и на востоке этого региона (рис. 4). Чаще всего тортула поселяется в межгрядовых понижениях на песчаных субстратах, подстилаемых на небольшой глубине (60—150 см) коренными породами — известняками, мергелями или песчаниками (Лавров, 1973). Особенно густой ковер ее в тех местах, где почвообразующие породы в той или иной степени загипсованы. В этом отношении примечательно распределение мха на территории Заунгузских Каракумов, где, как уже указывалось, основным районом его распространения является их западная половина. Здесь почвообразующие породы заунгузской свиты всегда в той или иной степени гипсоносные, на что,

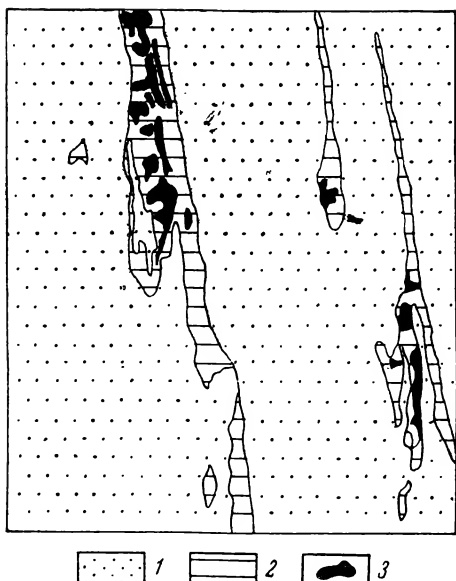


Рис. 4. Фрагмент карты распространения *Tortula desertorum* в восточной части Заунгузских Каракумов, составленной по аэрофотоснимку м. 1 : 28 000.

1 — пески, 2 — щебнистые поверхности, 3 — сообщества *Tortula desertorum*.

в частности, указывает произрастание на кырах представителей гипсовой пустыни (*Salsola arbuscula*, *S. orientalis*, *Anabasis salsa*, *Reaumuria oxiana*).

На востоке Заунгузья в пределах распространения отложений заунгузской свиты моховой покров выражен значительно слабее, а местами его ландшафтообразующая роль сводится к минимуму (рис. 4). В этом районе тортула более заметна в южной половине, где коренные породы в меж-

грядовых понижениях расположены неглубоко от поверхности (0.5—2 м) или же образуют кыровые гряды. В отличие от западной половины Заунгузья в его восточной части материнские породы заунгузской свиты не засолены и лишены гипса; это позволило почвоведом впервые выделить и описать здесь пустынно-песчаные щебнистые почвы, которые по содержанию плотного остатка не отличаются от обычных песчаных почв Каракумов (Ларин, 1973). Интересно, что на этих почвах представители гипсовой пустыни не наблюдаются. Возможно, что вследствие отсутствия загипсованности почвогрунтов в этом районе Заунгузья несколько хуже водообеспеченность *T. desertorum* и соответственно условия ее существования. Наличие гипса в почвенных горизонтах может несколько улучшить водный режим растений (Коровин, 1961; Родин, 1963). Приуроченность *T. desertorum* к гипсоносным почвам отмечена С. В. Викторовым (1956).

В процессе своего развития тортула оказывает определенное влияние на формирование почвенного покрова. На это обратили внимание почвоведы. В 1963 г. впервые были описаны песчаные пустынные корковые (карахарсанговые) почвы межгрядовых понижений (Лавров, 1973). Отмечено, что жизнедеятельность пустынного мха сопровождается накоплением некоторого количества органического вещества в поверхностном слое и усилением коркообразования на песчаной почве. Поскольку на корковых песчаных почвах растения редки, количество поступающего органического вещества в них ничтожно. Поэтому содержание гумуса в таких почвах очень мало. Только верхний сантиметровой мшистый слой более богат гумусом за счет органического вещества мха. В этих почвах содержание илстых частиц несколько выше, чем в типичных песчаных, и достигает в корке 5—8%. Поэтому в сухое время года, особенно летом, корка мха при разрушении сильно пылит. Солевой состав и некоторые другие характеристики песчаной пустынной корковой почвы приведены в таблице.

Корочки под мхом, формирующиеся на песчаных почвах в межгрядовых понижениях Кызылкумов, также содержат до 13—18% частиц менее 0.01 мм в диаметре и до 4—5.4% CO_2 карбонатов при сухом остатке 0.071% (Никитин, 1966).

В Низменных Каракумах тортула не играет такой ландшафтообразующей роли, как в Заунгузье или в Кызылкумах, но на некоторых участках, примыкающих к Унгузу и Узбою, а также на востоке этого региона она

бывает весьма заметна в ландшафте. В приузбойской части Низменных Каракумов мох встречается среди белосаксауловой формации. Так же, как и в других песчаных пустынях, моховой покров здесь выстилает днища котловин. В данном случае корковые почвы формируются на песках, являющихся продуктом переработки аллювиальных отложений пра-Амударьи. Е. А. Шингарева (1940) указывает, что для подобных местообитаний моховых белосаксаульников характерны сильное уплотнение песка, обогащенность верхних горизонтов пылеватыми частицами, засоленность поверхностной части почвенного профиля.

На востоке Низменных Каракумов небольшие участки тортулы встречаются в котловинах среди мелкобугристых гипсированных песков, на которых развита ассоциация *Salsola richteri*+*Calligonum* sp. — *Artemisia santolina*. Такие участки с моховым покровом (устное сообщение В. Б. Германа) наблюдались в 15—20 км южнее Карабекаула. Здесь тортула произрастает в котловинах на уплотненных желто-серых песках мощностью до 12—15 см, подстилаемых слюдистыми стально-серыми аллювиальными песками каракумской свиты. Однако в восточной части Низменных Каракумов тортула более характерна для черносаксауловой формации. В черносаксаульниках моховый покров в понижениях образует довольно густой ковер, который находит свое отражение на аэрофотоснимках в виде темных пятен, перемежающихся с более светлыми участками, лишенными мха. Правда, Л. Е. Родин (1963) указывает, что моховые черносаксаульники в Каракумах распространены в основном на территориях, расположенных севернее Унгуза. Им отмечены места, где они представлены очень широко: Заунгузские Каракумы, на многих останцах (Эшек-Анкренкыр, Таримкая, в массиве Учтаган и др.). Надо отметить, что моховые черносаксаульники произрастают не только в межгрядовых понижениях. Они иногда встречаются на щебнистых поверх-

Солевой состав и некоторые другие показатели песчаной пустынной корковой почвы (Восточные Заунгузы) *

Глубина взятия образца, см	Плотный остаток, %	Процент/мг-экв.							Ил, мм, < 0.001 %	Физическая глина < 0.01 мм, %
		CO ₃ ^{''}	HCO ₃ [']	Cl [']	SO ₄ ^{''}	Ca ^{..}	Mg ^{..}	Na [·]		
0—1	0.078	Нет	0.030 0.49	0.011 0.31	0.024 0.50	0.009 0.46	0.001 0.09	0.056 2.40	5.6	11.0
1—5	0.048	»	0.024 0.39	0.007 0.21	0.012 0.25	0.004 0.18	0.003 0.27	0.036 1.60	5.2	8.6
5—13	0.114	»	0.018 0.29	0.029 0.83	0.036 0.74	0.013 0.64	0.001 0.09	0.069 3.00	3.1	6.6
13—75	0.559	»	—	—	—	—	—	—	4.6	5.7
70—100	0.053	0.001 0.03	0.048 0.79	0.007 0.21	0.009 0.19	0.004 0.18	0.001 0.09	0.60 2.60	13.7	16.2

* Данные А. П. Лаврова (1973).

ностях. В этих условиях кусты черного саксаула особенно угнетены. Местами на фоне мохового ковра наблюдаются лишь сухостойные группировки этого растения.

Моховой покров встречается не только в саксауловых формациях. Например, на равнинах Устюрта и его останцах в слабо заметных понижениях развиваются сообщества моховых боялычников. Почвы под ними примитивные, солончаковатые, супесчаные и песчаные, иногда с мелкой щебенкой, с более или менее близким залеганием водонепроницаемых пород (Родин, 1963). Этим же автором отмечено присутствие тортулы в сообществах полыни, биюргуна, джузгуна.

В Северных Кызылкумах тортула характерна для ассоциации *Haloxylon aphyllum*—*Ceratocarpus turkestanicus*+*Tetracme recurvate*, развитой на различных элементах пологих бугров на супесчаных уплотненных сероземах со слабыми признаками засоления. В этих же песках тортула обычна для ассоциации *Haloxylon persicum*—*Ceratocarpus turkestanicus*+*Tetracme recurvate*, приуроченной к пылевато-песчаным и супесчаным сероземам (Курочкина, 1960). По данным Е. А. Востоковой и Д. Д. Вышивкина (1961), в Северных Кызылкумах в межгрядовых понижениях тортула иногда встречается в сообществе *Artemisia terrae albae*.

В Обручевской степи, в пределах распространения пологоволнистого рельефа, тортула занимает обширные пространства, покрывая иногда до 80—90% территории. Приурочена она к отложениям обручевской свиты, отличающимся сильной огипсованностью (Федоренко, 1972). Здесь мох произрастает совместно с *Salsola richteri*, *Calligonum setosum*, *Artemisia badghysi*, *A. turanica*, *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*.

В пределах своего ареала тортула не везде занимает обширные участки, простирающиеся нередко на несколько километров. Иногда она произрастает лишь на прикустовых пятнах чаще всего северной экспозиции, а в некоторых пустынных районах (например, в восточной половине Елчилекской песчаной равнины, расположенной к северу от Карабиля) тортула не всегда обнаруживается и возле кустов. Возможно, это объясняется тем, что кустарники в пределах Елчилекских песков произрастают главным образом на полужакрепленных вершинах гряд и крупных бугров, а межгрядовые понижения, где распространены пылеватые песчаные и супесчаные почвы, заняты густым травяным покровом, состоящим в основном из *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa* и различных однолетников (*Scabiosa olivieri*, *Aphanopleura leptoclada*, *Salsola carinata*, *Halocharis hispida*, *Anisantha tectorum*). Как отмечает Н. А. Базилевская (1929), в Юго-Восточных Каракумах (Елчилекская песчаная равнина) с прекращением выпаса начинается усиленное развитие травяного покрова из *C. pachystylis* и *P. bulbosa*.

Мало заметна роль тортулы на других южных песчаных массивах, например в Мешедкумах, песках Гейрджаны.

Не отмечены значительные по площади участки с *T. desertorum* на засоленных почвах Бадхыза и Карабиля. По-видимому, в южных районах Туркмении, где преобладает эфемерово-эфемероидный тип растительности *T. desertorum* вследствие существующих здесь гидротермических условий не в состоянии конкурировать с местными коренными растениями.

На территориях, где тортула своим темным ковром покрывает значительные участки поверхности (иногда до 50—80%), пустынные ландшафты приобретают своеобразный облик. Это находит свое отражение на аэрофотоснимках. На них моховой покров имеет преимущественно черный цвет и поэтому хорошо дешифрируется. Эта особенность *T. desertorum* была использована нами при уточнении ее экологических ниш и границ распространения. Хорошая опознаваемость тортулевого покрова на аэрофотоснимках позволяет использовать этот признак при почвенном картографировании, например при выделении площадей, где развиты песчаные пустынные корковые почвы.

Массовое распространение тортулы может свидетельствовать о недостаточном использовании под выпас определенных территорий. При уве-

личении пастбищной нагрузки происходит деградация мохового покрова (Шингарева, 1940). Интенсивность этого процесса можно определять по аэрофотоснимкам в случае проведения повторной аэрофотосъемки одной и той же территории.

Сообщества тортулы могут быть также использованы в качестве дешифровочного признака при распознавании на аэрофотоснимках элементов эолового рельефа и участков местности, где ослаблены экзогенные процессы.

Эколого-географический анализ распространения *T. desertorum* в пустынях Средней Азии показывает, что большая часть территорий, занятых этим растением, расположена в северной подзоне южных пустынь. Основными центрами массового произрастания тортулы являются Заунгузские Каракумы и Кызылкумы.

В песчаных пустынях моховой покров из *T. desertorum* в основном приурочен к формациям черного и белого саксаулов, образуя в межгрядовых понижениях моховые черно- и белосаксаульники. Как указывает Коровин (1961), в этих условиях местообитания они являются дериватами илаковых саксаульников — наиболее широко распространенных коренных сообществ песчаных пустынь Средней Азии.

Складывается впечатление, что в своем распространении тортула больше тяготеет к пустыням, поверхностные отложения которых были сформированы в дочетвертичный период. Однако более или менее спорадически этот мох встречается в большинстве пустынных территорий Средней Азии. Е. М. Лавренко (1962) отмечает, что наземные сингузии (мхи, лишайники, водоросли) лучше всего выражены в пустынных сообществах Ирано-Туранской подобласти, где они могут вегетировать в прохладную часть года.

В пределах ареала *T. desertorum* ее распространение зависит в некоторой степени от климатических факторов, от химизма почвогрунтов, закрепленности песчаной поверхности, от элементов рельефа и экспозиции склонов, а также от выпаса. Последний фактор регулируемый и потому может играть решающую роль в борьбе с омоховением пустынных территорий.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова А. Л., И. И. Абрамов. (1969). Мхи. В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана, ч. 1. — Базилевская Н. А. (1929). Растительность Юго-Восточных Каракумов: грядовые пески и холмистые предгорья Бадхыза. Изв. Гл. бот. сада, 28, 5—6. — Быков Б. А. (1960). Доминанты растительного покрова Советского Союза, т. 1. — Викторов С. В. (1956). Лишайники как индикаторы литологических и геохимических условий в пустыне. Вестн. МГУ, 5. — Викторов С. В. (1971). Пустыня Устюрт и вопросы ее освоения. — Востокова Е. А., Д. Д. Вышивкин. (1961). Черносаксаульники в песках Северных Кызылкумов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 36, 2. — Гаель А. Г., М. С. Коликов, Е. А. Малюгин, Е. С. Остапкин. (1950). Песчаные пустыни северного Приаралья и пути их освоения. — Гвоздева Л. П. (1960). Растительность и кормовые ресурсы пустыни Сары-Ишкы-Отрау. — Гранитов И. И. (1964). Растительный покров Юго-Западных Кызылкумов, 1. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и Казахстана, кн. 1. — Кубанская З. В. (1960). Природные районы пустыни Бетпак-Дала и их кормовые ресурсы. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 8. — Курочкина Л. Я. (1960). К характеристике саксаульников в Кызыл-Кумах. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 8. — Курочкина Л. Я. (1966). Растительность песчаных пустынь Казахстана. В кн.: Растительный покров Казахстана, 1. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и северной Африки. — Лавров А. П. (1973). Почвенный очерк Заунгузских Каракумов. — Ларин Е. В. (1973). О песчаных пустынных щебнистых почвах Заунгузья. Проблемы освоения пустынь, 4. — Мельникова Р. Д. (1959). Растительность Западного Муханкума. Материалы по растительности пустынь и низкогорий Средней Азии, 5. — Миросниченко Ю. М. (1975). Изменение структуры саксаульников под влиянием выпаса и зарастания мхом в восточных Каракумах. Тр. Инст. пустынь, 5. — Морозова О. И. (1946). Пастбищное хозяйство в каракулеводстве Средней Азии. — Нечаева Н. Т. (1956). Поливно-солянковое пастбище Северо-Западного Туркменистана. Тр. Инст. животновод., 1. — Никитин С. А. (1966). Древесная и кустар-

никовая растительность пустынь СССР. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. — Федоренко К. Я. (1972). Низменные Каракумы. Геология СССР, XXII. — Шингарева Е. А. (1940). Кормовые ресурсы Северных Кара-Кумов.

Институт пустынь
Туркменской ССР.
Ашхабад.

Получено 2 IX 1976.

УДК 582.35 (479.24)

А. М. Аскеров

PTERIDOPHYTA АЗЕРБАЙДЖАНА

A. M. ASKEROV. PTERIDOPHYTA IN AZERBAIJAN

Дан список плаунообразных, хвощеобразных и папоротникообразных флоры Азербайджана, включающий 67 видов, относящихся к 27 родам и 19 семействам, вместо 48 видов (23 родов, 6 семейств), отмеченных ранее во «Флоре Азербайджана» (1950). Приводятся их географическое распространение и биоэкологические данные (высотное распространение, условия произрастания, число хромосом и т. д.).

В результате ревизии материала по высшим споровым растениям для подготавливаемых к печати «Определителя высших растений флоры Азербайджана» и «Флоры Нахичеванской АССР» мы установили, что данные «Флоры Азербайджана» (Карягин, 1950; Рза-Заде, 1950; Исаев, 1950) устарели. Приведем лишь один пример, касающийся современного понимания объема рода *Dryopteris* Adans. Виды этого рода, произрастающие в Азербайджане, в настоящее время относят к четырем родам (*Dryopteris* Adans. s. str., *Gymnocarpium* Newm., *Thelypteris* Schmidel, *Oreopteris* Holub), объединяемым в 2 семейства — *Aspidiaceae* и *Thelypteridaceae*. Было обнаружено, что 6 видов щитовников из восьми, приведенных во «Флоре Азербайджана» (Рза-заде, 1950), нуждаются в номенклатурных поправках. Кроме того, описано несколько новых таксонов и выявлен ряд новых местонахождений. Подобную картину мы наблюдали при обработке материала и по другим группам высших споровых растений. Настоящая работа посвящена уточнению таксономического состава, географического распространения и номенклатуры птеридофитов флоры Азербайджана. Использован обширный материал, хранящийся в гербариях Ботанического института АН СССР (LE) и ботанических учреждений Закавказья (BAK, TBI, TGM, ERE). Наши сборы хранятся в Институте ботаники АН Азерб. ССР (BAK).

При уточнении номенклатуры особое значение имели капитальные работы Пики Сермолли (Pichi Sermolli, 1958, 1970). По данным этого автора (Pichi Sermolli, 1970), из 129 семейств папоротникообразных 76, т. е. 65%, незаконно опубликованы. Была учтена также сводка С. К. Черепанова (1973), который указывает, что за последние 10 лет из 27 вновь описанных семейств 14 относятся к папоротникообразным. Были использованы и другие источники (Cronquist et al., 1966; Бобров, 1972, 1974; Аскеров, Бобров, 1972а, б). Расположение родов в нашей статье соответствует их порядку во «Флора Еуропаеа» (1964) с незначительными изменениями. Для иллюстрации распространения видов использовано ботанико-географическое районирование, принятое во «Флоре Азербайджана» (1950):

Прик. — Прикаспийская низменность

Кура-Ар. низм. — Кура-Араксинская низменность

Кур. равн. — Куринская равнина, западная

Нах. равн. — Нахичеванская равнина

Нах. горн. — Нахичеванский горный

Апш. — Апшерон

Коб. — Кобыстан

Диаб. — Диабар (Зуванд).

Сам.-Див. низм. — Самур-Дивичинская низменность
 Алаз.-Агрич. — Алазань-Агричайская долина
 Ленк. низм. — Ленкоранская низменность
 Ленк. горн. — Ленкоранский горный
 БК куб. — Большой Кавказ (кубинский горный массив)
 БК вост. — Большой Кавказ, восточный
 БК зап. — Большой Кавказ, западный
 МК сев. — Малый Кавказ, северный
 МК центр. — Малый Кавказ, центральный
 МК южн. — Малый Кавказ, южный
 Степ. пл. — Степное плоскогорье

Если вид встречается во всех частях ботанико-географических районов, то указывается весь район в целом. Для редких видов отмечены местонахождения, а при отсутствии данных последних сборов — первоисточники. Для отдельных таксонов приводятся краткие биоэкологические сведения (условия произрастания, высотное распространение, число хромосом и т. д.). Новые для Азербайджанской ССР виды, а также новые местонахождения, не указанные во «Флоре Азербайджана», отмечены звездочкой.

Отдел *LYCOPODIOPHYTA*

I. Сем. *Huperziaceae* Rothm.

1. *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (= *Lycopodium selago* L., р. р.) — гуперзия баранец.

МК сев. (гос. заповедник, Гек-гёль, Ханларский р-н, ущ. Чингил, 9 IV 1949, Лунина, ВАК). В сосновом лесу, на глыбе известняка среди мхов. $2n=18$.

II. Сем. *Selaginellaceae* Willk.

2. *Selaginella helvetica* (L.) Spring — плаунок швейцарский.

БК, МК центр., МК сев. В альпийском поясе, на мшистых скалах, осыпях, травянистых склонах. $2n=18$.

Отдел *EQUISETOPHYTA*

III. Сем. *Equisetaceae* Rich. ex DC.

3. *Equisetum hyemale* L. — хвощ зимующий.

БК куб. («distr Kuba, pr. p. Selim-oba, 21 VII 1900, Alexeenko», LE). $2n=216$.

4. *E. ramosissimum* Desf. — х. ветвистый.

Нах. горн.* (Шахбуз); Нах. равн.; Сам.-Див. низм.; Прик.; БК куб., БК вост.; Коб.; Кура-Ар. низм.; Кур. равн.; МК сев., МК южн., Ленк.; Диаб. До верхнего горного пояса. В лесах и кустарниках, по берегу моря, берегам и руслам рек, у родников, по оросительным каналам, в садах, на сухих и щебнистых почвах. $2n=216$.

5. *E. fluviatile* L.* (= *E. heleocharis* Ehrh.) — х. речной.

МК центр.; Кура-Ар. низм.; Ленк.; Диаб.; Коб.; Нах. По берегам рек, на влажных местах, среди камней. $2n=216$.

И. И. Карягин (1950) указывает, что *E. fluviatile* приведен для Азербайджана ошибочно. Однако после тщательного исследования нами подтверждено его распространение в республике.

6. *E. palustre* L. — х. болотный.

БК куб.; МК сев.; Кура-Ар. низм.; Сам.-Див. низм. До верхнего горного пояса. На влажных, сырых и болотистых местах, берегах рек. $2n=216$.

7. *E. pratense* Ehrh.* — х. луговой.

Нах. горн. (Ордубадский р-н, окр. сел. Парара, 27 V 1974, А. М. Аскеров, ВАК). В лесистых ущельях, по окраинам болот. $2n=216$.

8. *E. arvense* L. — х. полевой.

Нах.*; Ленк.*; Диаб.*; Прик.; БК куб.; Кура-Ар. низм.; Кур. равн.; МК сев.; Коб.; МК южн. До среднего горного пояса, по берегам рек, по песчаным почвам, на горных лугах, в лесистых ущельях, среди камней, в посевах и в садах. $2n=216$.

9. *E. telmateia* Ehrh. (= *E. majus* Gars.) — х. большой.

БК куб., БК зап.; МК; Ленк.; Кура-Ар. низм.; Кур. равн.; Сам.-Див. низм.; Коб. До среднего горного пояса. В заболоченных лесах, по берегам рек и ручьев, у родников, по каналам, в садах и на огородах. $2n=216$.

Отдел POLYPODIOPHYTA

IV. Сем. *Ophioglossaceae* (R. Br.) Agardh

10. *Ophioglossum lusitanicum* L. — уховник португальский.

Ленк. горн. (Ленкоранский р-н, окр. сел. Гавзава, 25 IX 1936, С. Нежуков, ВАК). На влажных местах. $2n=250, 260$.

11. *O. vulgatum* L — у. обыкновенный.

БК куб.*; Алаз.-Агрич.* (Шекинский р-н); Ленк. низм.* (сел. Машхан, пос. Аврора); Ленк. горн.; БК вост., БК зап. На влажных лугах, в тенистых местах, на сырых глинисто-щебнистых почвах. $2n=480-1040$.

V. Сем. *Botrychiaceae* Nakai

12. *Botrychium lunaria* (L.) Sw. — гроздовник полулунный.

БК зап.* (окр. Куткашенского р-на, 27 V 1940, Л. Прилипко, ВАК); Алаз.-Агрич.* (Закатальский р-н, хр. Пичигель, 6 VIII 1962, М. Эфендиев, ВАК; Шекинский р-н, урочище Дашлы-Бара, 21 VI 1929, В. Джебеян, ВАК; сел. Баш-Кельден, 26 VII 1937, З. Куценко, ВАК); МК центр.* (Шушинский р-н, на горе Сах-саган, 3 VII 1929, А. Колаковский, ВАК; вблизи совхоза Лысогоorsk, 3 VII 1929, он же, ВАК); БК куб., БК вост.; МК южн.; Ленк. горн.

В верхнем лесном и субальпийском поясах, на травянистых склонах, на лугах, среди злаковых сообществ и в кустарниках. $2n=90, 96$.

VI. Сем. *Sinopteridaceae* Koidz.

13. *Cheilanthes pteridioides* (Reich.) C. Chr.* — краекучник орляковидный. Апш. (окр. сел. Дуванны, на горе Кызыл-кум, 27 VII 1955, Д. Алиев, ВАК). В тени скал.

■ 14. *Ch. persica* (Bory) Mett. ex Kuhn — к. персидский.

МК центр., МК южн., Нах.; Диаб. До верхнего горного пояса. В трещинах известняковых скал, на каменистых и глинисто-каменистых местах, среди ксерофильных кустарников.

15. *Notholaena marantae* (L.) Devs. — ложнопокровница марантовая.

Алаз.-Агрич.* (Белоканский р-н, окр. сел. Катен, 12 V 1963, Р. Зангиев, ВАК); Ленк. горн.* (Ярдымлинский р-н, сел. Пирембель, 18 VI 1970, Д. Пакалы, LE); БК вост.; МК центр., МК южн.; Кур. равн.; Коб. До среднего горного пояса, на сухих скалистых и каменистых местах, в трещинах скал, среди арчевого редколесья и в кустарниках. $2n=58$.

VII. Сем. *Adiantaceae* (C. Presl) R. C. Ching

16. *Adiantum capillus-veneris* L. — адiantум венерин волос.

Ленк. низм.* (Ленкоранский р-н, между сел. Алексеевка и Ньюади); Ленк. горн.; Апш. До верхнего горного пояса. В трещинах скал, у водопадов, по берегам горных рек, на мокрых скалах, на стенах колодцев. $2n=60$.

VIII. Сем. *Pteridaceae* Reichb.

17. *Pteris cretica* L. — птерис критский.

Ленк. горн.* (Ленкоранский р-н, окр. сел. Пиябели, лесной участок Вишины-банд, 10 VI 1970, А. Аскеров; 15-й км по дороге Ленкорань—

Лерик, самшитовая роща, 29 V 1970, он же); Ленк. низм. До верхнего горного пояса. В смешанных лесных формациях, в частности железняковых, иногда образует заросли. $2n=58$.

В природе мы наблюдали переходные формы между стерильными и фертильными листьями.

18. *P. vittata* L.* — п. лентовидный.

Апш. (окр. г. Баку, 5 VII 1970, А. Аскеров, ВАК). Адвентивный вид, является новым для флоры СССР (Аскеров, 1972). Обнаружен в массовом количестве у мокрых окон одноэтажных старых домов совместно с мелко-лепестником *Erigeron crispus* Pourr.

IX. Сем. *Cryptogrammaceae* Pic. Ser.

19. *Cryptogramma crispa* (L.) Br. ex Hook. — криптограмма курчавая.

Алаз.-Агрич.* (Закатальский и Шекинский р-ны); БК зап. В высокогорном поясе. В трещинах скал, на скалистых осыпях, среди камней, в тенистых и влажных местах. $2n=120$.

X. Сем. *Hemionitidiaceae* Pic. Ser.

20. *Anogramma leptophylla* (L.) Link — анограмма тонколистная.

Апш. (в 6 км к северо-западу от ст. Пута, 11 V 1945, Н. И. Бурчак-Абрамович; западная вершина горы Кержез*, 11 V 1945, он же); Ленк. низм.* (Астаринский р-н; вблизи совхоза «Аврора», 12 VII 1963, Н. Н. Цвелев и А. Е. Бобров; сел. Пенсар, 15 V 1970, А. Аскеров; Ленкоранский р-н, гора Насуаку, 7 VII 1970, А. Аскеров). В трещинах скал, на выходах коренных пород среди леса, в железняково-дубовых вторичных лесных формациях, на желтоземных почвах, в зарослях бузины, в железняково-дубовом лесу, на вырубках. $2n=26$.

В природе мы наблюдали переходные формы между стерильными и фертильными листьями.

XI. Сем. *Hypolepidaceae* Pic. Ser.

21. *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn* — орляк обыкновенный.

БК. В верхнем горном поясе. В дубово-грабовом лесу. $2n=104$.

Вид пропущен А. В. Фоминым (1934) во «Флоре СССР».

22. *P. tauricum* (Presl) V. Krecz. — о. крымский.

БК; МК центр.; Ленк. До верхнего горного пояса. В лесах, по берегам и ущельям рек, в кустарниках, как сорняк на чайных плантациях, в садах, а также на пожарищах. Очень часто образует непроходимые заросли высотой 2—2.5 м.

Синонимика кавказских представителей этого рода и данные об их распространении крайне запутаны. Фомин (1912, 1934) для Кавказа приводит только один вид — *P. aquilinum*. По нашему мнению, род *Pteridium* на Кавказе представлен двумя хорошо обособленными видами, указанными выше. Первый, настоящий северный папоротник на Кавказе встречается редко, преимущественно по северному склону Большого Кавказа, в лесах верхнего горного пояса, как это отметил А. А. Гроссгейм (1939). Второй вид распространен значительно шире. Во флоре Азербайджана, особенно в горных лесах *P. tauricum* встречается в различных экологических условиях и обладает большим полиморфизмом.

XII. Сем. *Thelypteridaceae* Pic. Ser.

23. *Thelypteris palustris* Schott — телптерис болотный.

Ленк. низм.* (Астаринский р-н, сел. Машхан, 22 VII 1963, Н. Н. Цвелев и А. Е. Бобров; сел. Арчиван, 13 VII 1963, они же); МК сев. (гора Кяпаз); Кура-Ар. низм. (Агдамский р-н); БК зап. (Куткашенский р-н); Ленк. горн. (Лерикский р-н). До среднего горного пояса. На влажных, часто болотистых местах, по берегам водоемов, среди кустарников. $2n=70$.

24. *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub (= *Dryopteris oreopteris* (Ehrh.) Maхon) — ореоптерис горный.
МК сев. (хр. Муров-даг). До верхнего горного пояса. В тенистых листовенных лесах. $2n=68$.

XIII. Сем. *Aspleniaceae* Mett. ex Frank.

25. *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. — костенец северный.
БК зап.; МК центр.; Ленк. горн.; Диаб. До субальпийского пояса, на южных склонах, в трещинах и расщелинах скал, на камнях. $2n=144$.
26. *A. trichomanes* L. — к. волосовидный.
БК; МК; Ленк.; Диаб.; Нах. горн.; Апш.; Коб. До высокогорного пояса. В лесах, на корнях и пнях, редко на стволах железного дерева, на рыхлых богатых почвах, в тенистых, каменистых местах, в трещинах скал. $2n=72$.
27. *A. viride* Huds. — к. зеленый.
Алаз.-Агрич.* (Шекинский р-н); БК куб.; МК сев., МК центр. В высокогорном поясе. В лесах, на субальпийских лугах и на скалах. $2n=72$.
28. *A. adiantum-nigrum* L. — к. черный.
БК; МК сев., МК центр.; Ленк. До верхнего горного пояса. В дубово-грабовых и буковых лесных формациях, в тенистых местах, редко на стволах деревьев, часто в зарослях держи-дерева, ежевики и гранатника, а также в расщелинах скал и на камнях. $2n=144$.
29. *A. ruta-muraria* L. — к. настенный.
Диаб.* (Лерикский р-н, сел. Тули, окр. горы Кызюрду, 25 VIII 1970, А. Аскеров; Ярдымлинский р-н, окр. сел. Абидинли, 25 VII 1971, он же); Алаз.-Агрич.* (Закатальский и Шекинский р-ны); БК куб., БК зап.; МК сев., МК центр.; Коб.; Апш. В среднем и верхнем горных поясах. В трещинах скал и расщелинах, на камнях. $2n=144$.
30. *Ceterach officinarum* DC. — скребница аптечная.
БК; МК; Апш.; Коб.; Степ. пл.; Ленк. горн.; Нах. горн.: Диаб. До субальпийского пояса. На северных и северо-восточных склонах, в расщелинах известняковых скал, на камнях. $2n=144, 168$.
31. *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. — листовик обыкновенный.
БК куб., БК зап.; МК центр., МК сев.; Ленк.; Апш. До среднего горного пояса. По ущельям и берегам ручьев и на скалах, иногда на стволах деревьев. $2n=72$.

XIV. Сем. *Athyriaceae* Alston

32. *Athyrium filix-femina* (L.) Roth — кочедыжник женский.
БК куб., БК зап.; МК сев.; Ленк. До субальпийского пояса. В тенистых лесах, по берегам ручьев и ущельям, по окраинам болот, иногда образует густые заросли. $2n=80$.
33. *A. distentifolium* Tausch ex Opiz. (= *A. alpestre* (Hoppe) Opiz) — к. расставленнолистный.
БК куб.* (Кубинский р-н, окр. сел. Сусай, левый берег р. Куру-чай, 8 VII 1976, А. Аскеров); МК сев. (Кошкар-чай). В высокогорном поясе. На скалистых местах, в кустарниках. $2n=80$.
34. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. — пузырник ломкий.
Почти по всему Азербайджану. На освещенных скалах, в трещинах и тени скал. $2n=168, 252$.
35. *Woodsia fragilis* (Trev.) Mooge — вудсия ломкая.
БК куб.; МК южн. В среднем горном поясе. В тенистых местах и в трещинах скал.
36. *W. alpina* (Bolt.) S. F. Gray — в. альпийская.
БК зап.* (Варташенский р-н); Алаз.-Агрич.* (Закатальский р-н); МК сев.* (окр. Гек-гёль); МК центр.* (Джебраильский р-н); Диаб. (Ярдымлинский р-н, сел. Вергядуз; в 8—10 км к югу от Лерикского района*, VII 1963, Н. Н. Цвелев и А. Е. Бобров); БК куб. В верхнем горном и альпий-

ском поясах. В трещинах и в тени скал, на каменистых и скалистых местах. $2n=164$.

37. *W. pulchella* Bertol. (= *W. glabella* R. Br. p. p.) — в. красивый. МК сев.* (гора Кяпаз, 13 VII 1909, Шелковников, TGM); БК куб.; МК центр. В верхнем горном поясе. На каменистых и скалистых местах. $2n=78$.

XV. Сем. *Onocleaceae* Pic. Ser.

38. *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. (= *Struthiopteris filicastrum* All.) — страусник обыкновенный.

Алаз.-Агрич.* (Закатальский р-н); БК куб.* (Кубинский и Кусарский р-ны); БК зап., БК вост.; Ленк. горн.*, Ленк. низм. До верхнего горного пояса. В лесах, сырых и тенистых местах, по берегам ручьев и водоемов, по лесным ущельям. Образует густые заросли или сплошной ярус. $2n=80$.

Вид не указан для флоры Талыша Фоминым (1934).

XVI. Сем. *Aspidiaceae* Mett. ex Frank.

39. *Polystichum lonchitis* (L.) Roth — многорядник копьевидный. БК зап.* (Варташенский р-н); БК куб.; МК сев.; Нах. горн. В верхнем горном и субальпийском поясах, на скалистых и каменистых местах, в кустарниках, по ущельям рек. $2n=82$.

Указания А. А. Ломакина (1897) и В. И. Липского (1899) о нахождении этого вида в Талыше (Лерикский р-н, окр. сел. Тули, верхняя граница леса) не подтвердились нашими исследованиями в данном районе.

40. *P. × illiricum* (Borb.) Hahne* (= *P. lonchitis* × *P. aculeatum*) — м. иллирийский.

БК; МК; Прик.; Коб.; Ленк. До субальпийского пояса. Среди камней, в лесистых ущельях, в грабово-дубовых и буковых лесных формациях. $2n=123$.

41. *P. aculeatum* (L.) Roth (= *P. lobatum* (Huds.) Chev.) — м. шиповатый.

МК южн.* (Зангеланский р-н, между сел. Ордекли и Сабу, 18 VII 1932, И. И. Карягин, LE); Ленк. горн.*, Ленк. низм.; БК; МК; Апш.; Коб. До верхнего горного пояса. В тенистых лесах, в ущельях, по берегам рек и ручьев, на лесных опушках, на скалистых и каменистых местах, иногда на стволах деревьев. $2n=164$.

42. *P. kadyrovii* A. Asker. et A. Bobr.* — м. Кадырова.

Ленк.; БК куб. До верхнего горного пояса. По лесистым ущельям. (Аскеров, Бобров, 1972а, б; Новрузова, Аскеров, 1973).

43. *P. setiferum* (Forssk.) Mooge ex Woynar — м. щетиноносный.

Алаз.-Агрич.* (Закатальский р-н); МК центр.* (Гадрутский р-н); Ленк. горн.* В тенистых лесах, по берегам ручьев, по ущельям, редко в трещинах скал. $2n=82$.

Я. М. Исаев (1950) указывает, что в Азербайджане *P. setiferum* встречается в Диабаре (Талыш). По нашим наблюдениям, этот вид в Талыше произрастает в основном в среднем горном поясе и в Диабаре не отмечен.

44. *P. × bicknellii* (Christ) Hahne* (= *P. aculeatum* × *P. setiferum*) — м. Бикнеля.

БК куб.; Ленк. В дубовых, дубово-грабовых, дубово-ольховых и буковых формациях, а также по лесным ущельям и у ручьев. $2n=123$.

45. *P. woronowii* Fomin — м. Воронова.

Ленк. низм.*, Ленк. горн. В тенистых гирканских лесах нижнего и среднего горных поясов, иногда в лесных ущельях верхнего горного пояса. *P. woronowii* был описан по сборам Ю. Н. Воронова из Абхазии. При исследовании гербарного материала выяснилось, что этот вид был собран еще раньше (Астаринский р-н, Гогенакер, LE). Помимо Кавказа, он встречается также в Иране и Турции.

46. *P. ×fominii* A. Asker. et A. Bobr.* (*P. woronowii* × *P. aculeatum*) — м. Фомина.

Ленк. низм. В сырых местах, у ручьев и по ущельям в дубово-железнякавых лесах. (Аскеров, Бобров, 1972а, б; Новрузова, Аскеров, 1973).

47. *P. braunii* (Spenn.) Fée — м. Брауна.

БК куб.*; МК сев.* (Кошкар-чай); Кур. равн.* (окр. Гек-гёль), Алаз.-Агрич.* (Закатальский р-н); Ленк. низм.*, Ленк. горн. До верхнего горного пояса. В дубово-грабовых и буково-грабовых лесах, в тенистых кустарниках, редко на скалистых местах, на береговых скалах и между камнями. 2n=164.

48. *P. ×luerssenii* (Dörfel.) Hahne* (*P. braunii* × *P. aculeatum*) — м. Люерсена.

Ленк.; БК куб. Приручен к дубово-железняковым и буково-грабовым лесам нижнего и среднего горного пояса. 2n=164.

49. *P. ×wirtgenii* Hahne* (*P. braunii* × *P. setiferum*) — м. Виртгена.

Ленк. В смешанных гирканских лесах, а также по ущельям среди железного дерева и дуба каштанолистного. 2n=123.

50. *P. ×safarovii* A. Asker. et A. Bobr.* (*P. braunii* × *P. woronowii*) — м. Сафарова.

Ленк. низм. По ущельям, а также в сырых и тенистых местах дубово-грабово-ольховых лесных формаций (Аскеров, Бобров, 1972а, б; Новрузова, Аскеров, 1973).

51. *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott — щитовник мужской.

Диаб.* (Лерикский р-н, окр. сел. Джони, 5 VI 1970, А. Аскеров); БК; МК; Ленк.; Нах. горн. До альпийского пояса. В буковых и грабовых лесах, в кустарниковых зарослях, в трещинах скал, среди камней, иногда на стволах граба кавказского и лапины. 2n=164.

52. *D. caucasica* (A. Br.) Fraser — Jenkins et Corley* (*Aspidium affine* Fisch. et C. A. Mey., *D. filix-mas* var. *athyriiformis* Fomin) — щ. кавказский.

Недавно установленный вид (Fraser et al., 1972), встречается во многих районах Азербайджана. 2n=82.

Гибридизирует с *D. pseudo-mas* (Wollast.) Holub et Pouzar in Holub, а также с *D. filix-mas* (*D. ×euxinensis* Fraser — Jenkins et Corley).

53. *D. pseudo-mas* (Wollast.) Holub et Pouzar in Holub (= *D. borrieri* Newm.) — щ. ложномужской.

Алаз.-Агрич.* (хр. Пичигель и сел. Джар Закатальского р-на). Ленк. Во влажных и тенистых ущельях, под пологом буково-грабового леса, обильно на территории Гирканского заповедника. 2n=82, 123.

Не приводится А. А. Гроссгеймом (1939) для флоры Талыша (Аскеров, 1972; Аскеров, Бобров, 1972а). Гибридизирует с *D. abbreviata* (DC.) Newm.

54. *D. ×tavelii* Rothm.* (*D. filix-mas* × *D. pseudo-mas*) — щ. Тавела. Алаз.-Агрич. (Закатальский р-н). В лесах. 2n=164, 205.

55. *D. raddeana* Fomin — щ. Радде.

Ленк. В тенистых гирканских лесных формациях нижнего и среднего горного поясов. В последнее время считается конспецифичным с *D. pal-lida*.

56. *D. abbreviata* (DC.) Newm. (= *D. oreades* Fomin) — щ. аббревиата.

БК куб.*; МК центр.* (Шушинский р-н), МК сев. (Аджикенд). По опушкам лесов верхнего горного пояса, в субальпийском поясе, на скалах. 2n=82.

Возможно нахождение этого вида в Армении. На Кавказе (Кавказский р-н Груз. ССР) гибридизирует с *D. caucasica* (*D. ×initialis* Fraser Jenkins et Corley). Вивант (Vivant, 1976) в результате изучения типовых образцов *Polystichum abbreviata* DC. установил, что он представляет собой *Dryopteris pseudo-mas*, а *D. abbreviata* авторов флоры Европы — это *D. oreades*.

57. *D. ×mantoniae* Fraser — Jenkins et Corley* (*D. abbreviata* × *D. filix-mas*) — щ. Мантона.

Алаз.-Агрич. (Закатальский р-н). В лесах. 2n=145.

58. *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs (= *D. spinulosa* (Sw.) Watt) — щ. картузийский.

Ленк. низм.* (Астари́нский р-н; сел. Шахагач, 2 VI 1970, А. Аскеров; сел. Арчиван, 2 VI 1970, он же); МК сев. (гора Сариа́л, по данным Рзазаде, 1950). В гирканских лесах (влажный ольхово-лапиновый лес из ольхи бороdatoй и лапины), а также в зарослях (Аскеров, Бобров, 1972б). $2n=164$.

59. *D. lanceolatocristata* (Hoffm.) Alston* (= *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray) щ. ланцетно-гребенчатый.

Ленк. низм. (Астари́нский р-н, сел. Арчиван, 2 VI 1970, А. Аскеров). Среди камней в лесах из железного дерева, дуба каштанолистного и дзельквы граболистной. Гибридизирует на Кавказе с *D. pseudo-mas* и *D. carthusiana*. $2n=164$.

60. *D. assimilis* Walker* — щ. схожий.

Алаз.-Агрич. (Закатальский р-н). В широколиственных лесах. $2n=82$.

61. *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.* (= *Dryopteris linneana* C. Chr.) — гимнокарпиум трехраздельный.

Алаз.-Агрич. (Закатальский р-н, хр. Цидулов, 19 VI 1961, М. Эфендиев). Под пологом зарослей кавказского рододендрона. $2n=160$.

Единственный экземпляр с незрелыми сорусами, хранящийся в гербарии Института ботаники АН Азерб. ССР, определен А. Е. Бобровым как *G. dryopteris* и является новым для флоры Азербайджана.

62. *G. robertianum* (Hoffm.) Newm. (= *D. robertiana* (Hoffm.) C. Chr.) — г. Роберта.

БК куб.; Кур. равн. (окр. оз. Гек-гёль). В лесах, на каменистых скалистых местах, в трещинах известняковых скал. $2n=160, 168$.

XVII. Сем. *Polypodiaceae* Bercht. et Presl

63. *Polypodium vulgare* L. — многоножка обыкновенная.

Диаб.* (*P. vulgare* ssp. *vulgare* var. *zuvandicum* A. Asker. et A. Bobr.); БК; МК; Ленк.; Кура-Ар. низм.; Кур. равн.; Коб. На камнях и скалах, на почве под пологом деревьев, а также как эпифит на стволах железного дерева, граба кавказского, ольхи сердцелистной, лапины, бука восточного, дзельквы, ореха грецкого и др. (Аскеров, 1972; Аскеров, Бобров, 1972а, б; Кадыров, Аскеров, 1972; Новрузова, Аскеров, 1973). $2n=148$.

По нашим данным, этот вид на Кавказе представлен подвидами *P. vulgare* ssp. *vulgare* и *P. vulgare* ssp. *issaevii* A. Asker. et A. Bobr. Ареал первого подвида охватывает почти весь Кавказ, причем его разновидности var. *attenuatum* Milde и var. *angustum* Hausm. встречаются в основном в лесах, а var. *rotundatum* Milde и var. *zuvandicum* A. Asker. et A. Bobr. — в засушливых районах: Южное Закавказье, Карабах, Диабар (Зуванд), Дагестан. Установлено, что второй подвид, кроме Талыша, встречается и в Западном Закавказье (Батуми).

64. *P. interjectum* Shivas* (= *P. vulgare* ssp. *prionodes* (Aschers.) Rothm.) — м. промежуточная.

Встречается в сообществе с другими видами многоножки. $2n=222$. (Аскеров, Бобров, 1972б).

XVIII. Сем. *Marsileaceae* Mirbel

65. *Marsilea quadrifolia* L. — марсилия четырехлистная.

Кур.-Ар. низм.; Ленк. низм. В стоячих водах, мелких водоемах, на топких влажных местах и в посевах риса. $2n=32, 40, 100, 140$.

66. *M. strigosa* Willd. — м. щетинистая.

Ленк. низм. (Масаллинский р-н, окр. сел. Хырмандалы, 31 X 1936, А. Г. Рубцова). В посевах риса.

XIX. Сем. *Salviniaceae* Dum.

67. *Salvinia natans* (L.) All. — сальвиния плавающая.

Алаз.-Агрич; Кура-Ар. низм.; Ленк. низм.; МК сев. (Кировабадский р-н, 27 IV 1908, А. Шелковников, В. Ю. Воронов). В стоячих и медленно текущих водах. $2n=8, 18$.

ЛИТЕРАТУРА

Аскеров А. М. (1972). Новые данные о распространении папоротников в Азерб. байджане. Докл. АН Азерб. ССР, 3. — Аскеров А. М., А. Е. Бобров. (1972а). К систематике некоторых родов папоротников из Талыша. Бот. ж., 57, 10. — Аскеров А. М., А. Е. Бобров. (1972б). Папоротники Талыша. Бот. ж., 57, 11. — Бобров А. Е. (1972). Семейства папоротникообразных флоры СССР. Бот. ж., 57, 1. — Бобров А. Е. (1974). Плаунообразные, хвощеобразные, папоротникообразные. Флора европейской части СССР, I. — Гроссгейм А. А. (1939). Папоротникообразные. Флора Кавказа, I. — Исаев Я. М. (1950). *Polypodiaceae* (кроме *Athyrium*, *Dryopteris*, *Polypodium*). Флора Азербайджана, I. — Кадыров Г. М., А. М. Аскеров. (1972). Эпифитные папоротники Талыша. Уч. зап. Азерб. гос. ун-в., сер. биол. наук, 1. — Карягин И. И. (1950). *Salviniaceae*, *Marsileaceae*, *Ophioglossaceae*, *Equisetaceae*, *Selaginellaceae*. Флора Азербайджана, I. — Лисский В. И. (1899). Флора Кавказа. — Ломакин А. А. (1897). Список растений, собранных в Талыше летом 1894 года. Тр. Тифл. бот. сада, 2. — Новрузова З. А., А. М. Аскеров. (1973). Особенности анатомической структуры новых таксонов папоротников из Азербайджана. Изв. АН Азерб. ССР, сер. биол. наук, I. — Рзазаде Р. Я. (1950). *Athyrium*, *Dryopteris*, *Polypodium*. Флора Азербайджана, I. — Фомин А. В. (1912). *Pteridophyta*. Материалы для Флоры Кавказа, 33. — Фомин А. В. (1934). Папоротниковые — *Filicales*. Флора СССР, I. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Cronquist A., A. Takhtajan, W. Zimmermann. (1966). On the higher taxa of embryobionta. Taxon, 15, 4. — Flora Europaea. (1964), I. — Fraser C. R. — Jenkins, H. V. Corley. (1972). *Dryopteris caucasica* — an ancestral diploid in the male fern aggregate. Brit. Fern. Gaz. 10, 5. — Pichi Sermolli R. E. G. (1958). The higher taxa of the *Pteridophyta* and their classification. Upps. Univ. Arskrift., 6. — Pichi Sermolli R. E. G. (1970). A provisional catalogue of the family names of living Pteridophytes. Webbia, 25, 1. — Vivant J. (1976). *Dryopteris oreades* Fomin (= *D. abbreviata* Auct. non DC.) et *Asplenium Csjkii* Wümmeler et Andrastovski dans les Pyrénées occidentales françaises pagnoles. Bull. Soc. bot. France, 123, 1—2.

Институт ботаники
АН Азербайджанской ССР,
Баку.

Получено 28 VI 1976.

УДК 582 (582.683.2)

А. Н. Беркутенко

ЧТО ТАКОЕ *ARABIS SINUATA* TURCZ.? (СЕМ. *CRUCIFERAE*)

A. N. BERKUTENKO. WHAT IS *ARABIS SINUATA* TURCZ.? (*CRUCIFERAE*)

Сравнение типового материала по *Arabis sinuata* Turcz. и *Torularia humilis* (C. A. Mey.) O. E. Schulz показало, что *A. sinuata* следует признать синонимом *T. humilis*. Приведены новые данные о распространении *T. humilis* на территории советского Дальнего Востока. Кратко охарактеризованы экология и морфологические особенности этого вида.

Arabis sinuata Turcz. была описана Н. С. Турчаниновым (Turczaninow, 1840) по растениям, собранным И. Кузнецовым летом 1835 г. между Якутском и Охотском, около станции Чернолесская. Долгое время этот вид оставался загадочным, он был известен только из одного пункта. Даже в самой последней флористической сводке — «Определителе высших растений Якутии» (Галактионова, 1974) — *A. sinuata* приводится по-прежнему только на основании сборов Кузнецова, хотя со времени описания вида до появления в свет этого «Определителя» прошло более 130 лет.



Рис. 1. Опушение на плодах *Arabis sinuata* Turcz., $\times 150$ (СЭМ).

Турчанинов (Turczaninow, 1840) следующим образом охарактеризовал растение своего нового вида: «Многолетнее, все шероховатое от звездчатых волосков; прикорневые листья сужены в черешок, обратнойцелий-продолговатые, перистовыемчатые или зубчатые, стеблевые листья многочисленные, линейно-клиновидные, зубчатые или цельнокрайные; цветоножки значительно превосходят по длине чашечку, стручки звездчато-опушенные, в 3 и более раз длиннее цветоножек». Турчанинов считал *A. sinuata* родственной *A. ambigua* DC. и *A. lyrata* L. Очевидно, поэтому Н. А. Буш (1926, 1939а) поместил *A. sinuata* в секцию *Cardaminopsis* С. А. Меу., хотя у остальных представителей этой секции плоды голые.

В Гербарии Ботанического института АН СССР (ЛЕ) мы имели возможность изучить типовой материал *A. sinuata*. В результате было установлено, что черешки прикорневых листьев *A. sinuata* имеют простые волоски по краям, а опушение на плодах, как и на остальных частях растения, состоит из двураздельных (на звездчатых!) волосков. Их нельзя назвать вильчатыми, так как лучи длинные, волнистые и прижаты к поверхности створок (рис. 1), как это видно при большом увеличении. На незрелых плодах волоски расположены очень густо и переплетаются. Вероятно, из-за несовершенства оптических приборов в то время они показались Турчанинову звездчатыми.

Мы установили, что у типового образца *A. sinuata* отсутствуют медианные нектарники, а это сразу исключает его из секции *Cardaminopsis* рода *Arabis*, так как ее представители характеризуются наличием пары хорошо развитых трехбугорчатых медианных нектарников. Опушение на плодах подобно тому, которое мы наблюдали у *A. sinuata*, и такой же тип нектарников имеет *Torularia humilis* (С. А. Меу.) О. Е. Schulz. Это побудило нас сравнить с ней *A. sinuata*.

T. humilis была описана с Алтая в составе рода *Sisymbrium* (Ledebour, 1830). Ареал ее, помимо Алтая, включает также Восточную Сибирь, горные системы Средней Азии: Памиро-Алай и Тянь-Шань (Васильченко, 1939), а за пределами СССР она распространена в горах северной Монголии (Грубов, 1955), Корею (Flora Coreana, 1972), в Северной Америке — от Аляски до бассейна р. Маккензи — и в Гренландии (Hultén, 1968). Сравнительно недавно *T. humilis* была найдена на Чукотском полуострове (Петровский, 1975) и на Колымском нагорье (Хохряков, 1975). Сравнение

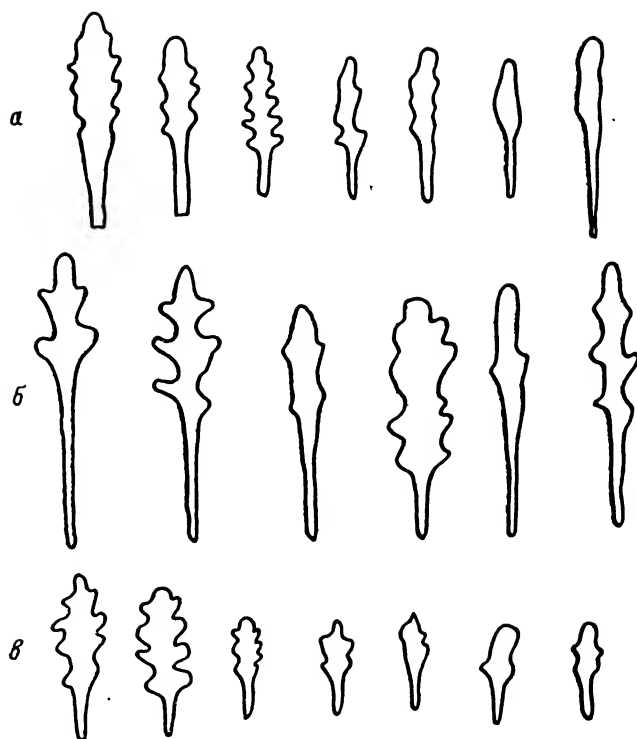


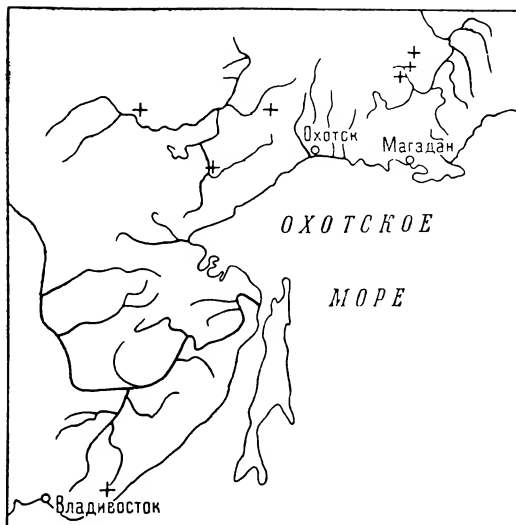
Рис. 2. Форма прикорневых листьев *Torularia humilis* (С. А. Мей.) О. Е. Schulz из различных географических районов.

а — Средняя Азия, б — Алтай, в — Восточная Сибирь (станция Чернолесская).

A. sinuata с многочисленными образцами *T. humilis*, включая и типовой материал по этому виду, показало, что между *A. sinuata* и *T. humilis* нет различий, которые бы позволяли считать их двумя видами. Так, у них одинаковая форма лепестков и сходный характер их жилкования. Правда, некоторые из типовых экземпляров *A. sinuata* имеют очень крупные лепестки. Однако при просмотре всего материала по *T. humilis* обнаружилось, что такая форма с крупными лепестками спорадически встречается в разных частях довольно большого ареала этого вида. О форме листьев и окраске лепестков Турчанинов написал на этикетке одного гербарного экземпляра *T. humilis* («Tunka in arenosis ad Irkutum 1830 Turcz.» LE): «Variat magnitudine et colore florum albo vel roseo, foliisque integris aut pinnatifidis». Действительно, окраска лепестков и форма листьев у *T. humilis* очень изменчивы. Как правило, ноготки лепестков у этого вида фиолетовые, а пластинки белые, хотя встречаются и чисто-белые лепестки. На некоторых хорошо сохранившихся типовых экземплярах (в том числе и на изотипе *A. sinuata*: «Inter Jacutiam et Ochotiam, legit Schelichov») ясно видно, что основания лепестков имеют фиолетовую окраску. Листья у *T. humilis* варьируют от почти цельнокрайних или малозубчатых до перистонадрезанных и выемчатых. Это прослеживается как на материале из Средней Азии и с Алтая, так и на восточносибирских экземплярах (рис. 2). Крайняя форма с выемчатыми листьями и была принята Турчаниновым за особый вид.

Таким образом, все признаки *A. sinuata* укладываются в диапазон изменчивости *T. humilis*. «Locus classicus» *A. sinuata* (≈ 367 км на запад от Охотска) прекрасно вписывается в общий ареал *T. humilis*, поскольку просмотренные нами в Гербарии Главного ботанического сада АН СССР (МНА) растения, собранные С. Д. Шлотгауэр на юго-западном Джугджуре («Тугуро-Чумиканский р-н, долина р. Май в ее среднем течении, сухой склон, 18 VII 1969»), несомненно, принадлежат *T. humilis*.

Рис. 3. Распространение *Torularia humilis* (С. А. Мей.) О. Е. Schulz на территории советского Дальнего Востока.



Интересна находка *T. humilis* в Приморском крае: «пос. Кавалерово, на известняковых скалах у поселка, 24 VI 1965, П. Г. Горовой» (VLA, МНА). В Якутской АССР этот вид встречается на выходах карбонатных пород и на речных аллювиях в бассейнах рек Колымы «Среднеколымский р-н, р. Колыма, южный склон горы у пос. Лабуи, 1959, А. П. Васковский», LE), Индигирки (сборы В. А. Шелудяковой без точного указания местонахождения, 12 VI 1936, LE), Лены («Балаганах, на склонах к реке, 12 VIII 1898, Герман Нильссон», LE), Алдана («г. Томмот, устье р. Учюра, левый берег Алдана от устья р. Май, обнажения известняков ниже Томмота, 9 VII 1928, Г. Мельвиль», LE). На Колымском нагорье *T. humilis* также обитает на выходах известняков или на аллювиях рек с подтоком карбонатных вод. Обычными спутниками ее здесь являются кальцефилы: *Lesquerella arctica* (Wormsk.) S. Wats., *Gypsophila sambukii* Schischk., *Dendranthema mongolicum* (Ling.) Tzvel., *Dracocephalum stellerianum* Hildeb.

Распространение *T. humilis* в Советской Арктике показано в 7-м выпуске «Арктической флоры СССР» (Петровский, 1975), а ареал этого вида в Северной Америке и Гренландии приведен в «Flora of Alaska and neighbouring territories» (Hultén, 1968). Мы приводим здесь точечную карту распространения *T. humilis* (рис. 3) на территории советского Дальнего Востока, составленную на основе изучения материала, хранящегося в Гербариях Ботанического института АН СССР, Главного ботанического сада АН СССР, Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (г. Магадан).

Итак, географические, морфологические и экологические данные, приведенные здесь, свидетельствуют в пользу признания *A. sinuata* синонимом *T. humilis*. В то же время из списка синонимов *T. humilis* должна быть исключена *Arabis axillaris* Kom., указанная в качестве синонима Шульцем (Schulz, 1924). Ознакомившись с типом *A. axillaris* и первоописанием этого вида (Komarov, 1901), мы пришли к выводу, что Буш (1939б) был прав, перенеся этот вид в род *Stevenia* Adams et Fisch.

ЛИТЕРАТУРА

- Буш Н. А. (1926). Род *Arabis* L. Флора Сибири и Дальнего Востока, 4. — Буш Н. А. (1939а). Род *Arabis* L. Флора СССР, VIII. — Буш Н. А. (1939б). Род *Stevenia* Adams et Fisch. Флора СССР, VIII. — Васильченко И. Т. (1939). Род *Torularia* О. Е. Schulz. Флора СССР, VIII. — Галактионова Т. Ф. (1974). Род *Arabis* L. В кн.: Определитель высших растений Якутии. — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комиссии, 67. — Петровский В. В. (1975). Род *Braya* Sternb. et Норре. В кн.: Арктическая флора СССР, VII. — Хохряков А. П. (1975). Редкие и новые для Колымского нагорья виды растений. Бот. ж., 60, 10. — Flora Coreana, 2, (1972) [на корейском языке. Пхеньян]. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighbouring territories. — Комаров В. Л. (1901). Species novae florum Asiae orientalis (Mansuriae et Koreae borealis). Acta Horti Petropol., 18, 3. — Ledebour C. F. (1830). Icones

plantarum Flora Rossic., 2. — Schulz O. E. (1924). *Cruciferae-Sisymbriae*. In: A. Engler, Das Pflanzenreich, 4, 105. — Turczaninow N. S. (1840). *Decades quatuor plantarum hucusque non descriptarum Sibiriae*. Bull. Soc. Imper. Natur., 1, Moscow.

Институт биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 25 VI 1976.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 58 (571.1/.5)

Т. С. Ростовцева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЮГА СИБИРИ. II

T. S. ROSTOV'TSEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME PLANT
SPECIES FROM THE SOUTH OF SIBERIA. II

Приводятся хромосомные числа 77 видов флоры южной Сибири. У *Festuca jacutica*, *F. jensseensis*, *Allium delicatulum*, *A. tenuissimum*, *Gypsophila desertorum*, *G. sericea*, *Melandrium brachypetalum*, *M. triste*, *Stellaria diffusa*, *Batrachium mongolicum*, *Spiraea trilobata*, *Caragana bungei*, *Onobrychis tanaitica*, *Tilia sibirica*, *Antitoxicum sibiricum*, *Dracosephalum fruticosum*, *Pedicularis incarnata*, *Veronica krylovii*, *Galium coreaceum*, *Adenophora stenanthina* числа хромосом определены впервые. Для *Glyceria aquatica*, *Puccinellia tenuiflora*, *Veratrum nigrum* и *Lythrum virgatum* указываются новые числа хромосом. У *Aconitum czekanovskii* обнаружена одна В-хромосома.

В настоящей статье приводятся числа хромосом растений из разных семейств, произрастающих на юге Сибири. Числа хромосом изучены у 77 видов, в том числе у 20 видов впервые. У 4 видов найдены новые числа.

Материал (семена, корешки и бутоны) в основном собран в природе. Часть семян взята непосредственно с гербарных образцов, хранящихся в лаборатории. В полевых условиях проводилась фиксация корней и бутонов. У 7 видов определено гаплоидное число хромосом в мейозе (диакинез). Методика работы приведена ранее (Красноборов, Ростовцева, 1975). Сборы проведены И. М. Краснобровым (Западный Саян, Каа-Хемский и Эрзинский районы Тувы, Шарыповский район Красноярского и Смоленский район Алтайского края), С. А. Тимохиной (Овюрский и Улуг-Хемский районы Тувы), Е. И. Коротковой (Тандинский район Тувы), М. Н. Ломоносовой (Аскизский район Красноярского края). Автор благодарит И. М. Красноброву, С. А. Тимохину и Е. И. Короткову за определение растений, сбор семян и гербария, просмотр рукописи и сделанные замечания, а также С. А. Лигус и С. В. Пашенко, принимавших участие в сборе материала.

Результаты исследования хромосомных чисел сведены в таблицу. Ссылки на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» даны в сокращении: ХЧЦР, 1969.

У *Calamagrostis macilenta*¹ числа хромосом определены на материале с Алтая (Соколовская, Стрелкова, 1948). Наши данные, полученные на растениях из Тувинской АССР, подтверждают это число, $2n=28$ (см. таблицу).

Для *Elymus sibiricus* (= *Clinelymus sibiricus*) Н. П. Авдулов (1931) приводит $2n=28$. А. П. Соколовская и О. С. Стрелкова (1948) у растений с Алтая и А. П. Соколовская и Н. С. Пробатова (1976) на материале с о. Сахалин также определила $2n=28$. Наши данные по числу хромосом у этого вида совпадают с литературными. Однако имеются определения японских авторов (ХЧЦР, 1969), указывающих число хромосом у *E. sibiricus* $2n=42$.

¹ Названия растений приводятся по «Флоре СССР».

Числа хромосом у исследованных видов растений

Семейство и вид	Числа хромосом		Место сбора материала
	n	2n	
<i>P o a c e a e</i>			
<i>Calamagrostis macilenta</i> (Griseb.) Litv.		28	Тувинская АССР, Овюрский р-н, окр. с. Ак-Чира, пойма р. Холу
<i>Elymus sibiricus</i> L.		28	Красноярский край, Шарыповский р-н, окр. с. Сартачюль
<i>Festuca jacutica</i> Drob.		20	Тувинская АССР, Тоджинский р-н, хребет Ергак-Торгак-Тайга, верховья р. Кадыр-Ос, правого притока р. Чаваш, выс. 1650 м
<i>F. jennisensis</i> Reverd.		28	Красноярский край, Западный Саян, верховья р. Юстю-Элдиг-Хем, степь, выс. 2050 м
<i>F. pratensis</i> Huds.		14	Красноярский край, Шарыповский р-н, окр. пос. Горячегорск, овсянищевый луг
<i>Glyceria aquatica</i> (L.) Wahl.		20	Красноярский край, Шарыповский р-н, окр. с. Дубинино
<i>G. triflora</i> (Korsh.) Kom.		≈20	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.		14	Горно-Алтайская авт. обл., Улаганский р-н, окр. с. Мёны, лиственничный лес
<i>Puccinellia tenuiflora</i> (Griseb.) Scribn. et Merr.		56	Тувинская АССР, Овюрский р-н, окр. с. Ак-Чира, пойма р. Холу, злаково-солончаковый луг
<i>L i l i a c e a e</i>			
<i>Allium altaicum</i> Pall.		16	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, верховья р. Нарын, долина ручья, выс. 2100 м
<i>A. delicatulum</i> Siev. ex Schult. et Schult. f.		16	Тувинская АССР, окр. г. Кызыл, каменистая степь
<i>A. odorum</i> L.		32	Тувинская АССР, окр. г. Кызыл, разнотравно-злаковый луг
<i>A. schoenoprasum</i> L.		16	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, верховья р. Нарын, долина ручья, выс. 2100 м
<i>A. tenuissimum</i> L.		16	Тувинская АССР, Овюрский р-н, окр. с. Ак-Чира, на-нофитоновая степь
<i>Polygonatum officinale</i> All.		20	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
<i>Veratrum nigrum</i> L.		16	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, бывший прииск Копто, лиственничный лес на южном склоне
<i>A m a r y l l i d a c e a e</i>			
<i>Hemerocallis flava</i> (L.) L.		22	Красноярский край, Шарыповский р-н, окр. с. Никольское, остепненный луг
<i>O r c h i d a c e a e</i>			
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.		≈30—32	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, хр. Академика Обручева, берег р. Копто, лиственничный лес
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.		30	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, щебнистые отвалы по р. Копто
<i>B e t u l a c e a e</i>			
<i>Betula pendula</i> Roth		28	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха

Семейство и вид	Числа хромосом		Место сбора материала
	n	2n	
<i>Polygonaceae</i>			
<i>Polygonum viviparum</i> L.		98	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, окр. прииска, верховья р. Нарын, выс. 2300 м
<i>Rumex thyrsiflorus</i> Fingerh.		14	Тувинская АССР, Овюрский р-н, пойма р. Холу, окр. с. Ак-Чира, злаково-разнотравный луг
<i>Caryophyllaceae</i>			
<i>Cerastium caespitosum</i> Gilib.		≈126	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, долина р. Дерзиг, галечниковый берег, выс. 800 м
<i>C. cerastoides</i> (L.) Britt.		38	Тувинская АССР, Тоджинский р-н, бассейн р. Тапса, верховье р. Кара-Хем, галечники, выс. 1300 м
<i>Gypsophila desertorum</i> (Bunge) Fenzl		34	Тувинская АССР, Овюрский р-н, южный склон хр. Восточный Танну-Ола, окр. с. Ак-Чира, степь
<i>G. sericea</i> (Ser.) Kryl.		34	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, берег р. Дерзиг, галечники
<i>Melandrium brachypetalum</i> (Hornem.) Fenzl		96	Красноярский край, Западный Саян, верховье р. Юстю-Элдиг-Хем, основание скал, выс. 2050 м
<i>M. triste</i> (Bunge) Fenzl		48	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, бывший прииск Копто, щебнистые отвалы прииска
<i>Stellaria diffusa</i> Willd. ex Schlecht.		104	Тувинская АССР, долина р. Тапса, западный склон хр. Академика Обручева, заболоченный лиственный лес, выс. 1200 м
<i>S. graminea</i> L.		≈52	Красноярский край, Аскизский р-н, окр. с. Балыксу, заболоченный луг
<i>Ranunculaceae</i>			
<i>Aconitum czekanovskii</i> Steinb.		16+1B	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, бывший прииск Копто, отвалы прииска, в кустарнике
<i>Aquilegia sibirica</i> Lam.		14	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, берег р. Дерзиг, галечник
<i>Atragene sibirica</i> L.		16	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
<i>Batrachium mongolicum</i> (Kryl.) V. Krecz.		32	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, берег р. Балыктыг-Хем, долина р. Сольбердер, в низовье, выс. 2600 м
<i>Caltha palustris</i> L.		32	Тувинская АССР, Тандинский р-н, окр. с. Балгазын, болото
<i>Cimicifuga foetida</i> L.	8		Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, бывший прииск Копто, кедровый лес
		16	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
<i>Ranunculus repens</i> L.		32	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, бывший прииск Копто, северный склон

Семейство и вид	Числа хромосом		Место сбора материала
	n	2n	
<i>Papaveraceae</i> <i>Corydalis sibirica</i> (L. f.) Pers.		12	Тувинская АССР, Тандинский р-н, окр. с. Хову-Аксы
<i>Brassicaceae</i> <i>Thlaspi arvense</i> L.		14	Новосибирская обл., Искитимский р-н, окр. с. Баравка, у дороги
<i>Rosaceae</i> <i>Rosa acicularis</i> Lindl.		42	Якутская АССР, берег р. Лены, окр. с. Синское
<i>Rosa cinnamomea</i> L.		14	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
<i>Rubus humulifolius</i> C. A. Mey.		14	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. бывшего прииска Копто, заболоченная поляна в лиственничном лесу
<i>Spiraea trilobata</i> L.		18	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
<i>Fabaceae</i> <i>Astragalus alpinus</i> L.		16	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, берег р. Дерзиг, галечники
		16	Красноярский край, Западный Саян, правый берег р. Ус, ниже с. Арадан, галечники
<i>A. dahuricus</i> (Pall.) DC.		16	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, пойма р. Улуг-Хем, разнотравный луг
<i>Caragana bungei</i> Ledeb.		16	Тувинская АССР, Овюрский р-н, окр. с. Ак-Чира, пойма р. Холу, топольники
<i>C. jubata</i> (Pall.) Poir.		16	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, верховья р. Балыктыг-Хем
<i>Glycyrrhiza uralensis</i> Fisch.		16	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, окр. с. Хайыракан
<i>Medicago platycarpus</i> (L.) Ledeb.		16	Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад, экспозиция «Систематикум»
<i>Onobrychis tanaitica</i> Spreng.		14	Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад, экспозиция «Систематикум», растения интродуцированы из Алтайского края
		28	Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад, экспозиция «Систематикум», растения интродуцированы из Хакасской автономной области
<i>Oxytropis deflexa</i> (Pall.) DC.		16	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, берег р. Копто, щебнистые отвалы
<i>Zygophyllaceae</i> <i>Tribulus terrestris</i> L.		36	Тувинская АССР, Овюрский р-н, окр. с. Ак-Чира, на-нофитоновая степь, у дороги
<i>Euphorbiaceae</i> <i>Euphorbia pilosa</i> L.		18	Хакасская автономная обл., Аскизский р-н, окр. с. Балыксу, березово-сосновый лес

Семейство и вид	Числа хромосом		Место сбора материала
	n	2n	
<i>Tiliaceae</i> <i>Tilia sibirica</i> Fisch.	41		Кемеровская обл., Кузнецкий Алатау, липовый остров
<i>Violaceae</i> <i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie		24	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, бывший прииск Копто, кедровый лес
<i>Lythraceae</i> <i>Lythrum virgatum</i> L.	20		Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, пойма р. Улуг-Хем, тополевыи лес
<i>Onagraceae</i> <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.		36	Тувинская АССР, Тандинский р-н, окр. с. Балгазын, просека в сосновом лесу
<i>Primulaceae</i> <i>Androsace septentrionalis</i> L.		20	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, мелкодерновинно-злаковая степь, выс. 1450 м
<i>Primula cortusoides</i> L.		24	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, берег р. Ка-Хем, галечники
<i>Asclepiadaceae</i> <i>Antitoxicum sibiricum</i> (L.) Pobed.		24	Тувинская АССР, Овюрский р-н, окр. с. Ак-Чира, наофитоновая степь
<i>Boraginaceae</i> <i>Lithospermum officinale</i> L.		28	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
<i>Lamiaceae</i> <i>Dracocephalum altaense</i> Laxm.		14	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, верховья р. Нарын, выс. 2300 м
<i>D. fruticosum</i> Steph.	10	14	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, бывший прииск Копто, поляна у дороги
<i>D. origanoides</i> Steph. ex Willd.		≈20—22	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, окр. с. Хайыракан
<i>Leonurus tataricus</i> L.		≈18	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, верховье р. Балыктыг-Хем, выс. 2200 м
<i>Scutellaria grandiflora</i> Sims	11		Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, правый берег р. М. Енисей
<i>Stachys sylvatica</i> L.		≈48	Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, правый берег р. Улуг-Хем, степь
<i>Solanaceae</i> <i>Hyoscyamus niger</i> L.		34	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
<i>Scrophulariaceae</i> <i>Pedicularis incarnata</i> L.		16	Тувинская АССР, Тандинский р-н, окр. с. Кочетово, пашня
			Красноярский край, Шарыповский р-н, окр. с. Никольское, осиновый лес

Семейство и вид	Числа хромосом		Место сбора материала
	n	2n	
<i>P. resupinata</i> L.		16	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, бывший прииск Копто
<i>Verbascum thapsus</i> L.		≈36	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
<i>Veronica krylovii</i> Schischk.		16	Красноярский край, Аскизский р-н, окр. с. Балыксу, берег ручья
<i>V. spicata</i> L.		34	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
<i>Rubiaceae</i>			
<i>Galium coreaceum</i> Bunge	11		Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, окр. с. Хайыракан
<i>Valerianaceae</i>			
<i>Valeriana officinalis</i> L.		28	Алтайский край, Усть-Канский р-н, 60-й км Усть-Канского тракта, ниже Ябоганского перевала, южный склон
<i>V. turczaninovii</i> Grub.		14	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, верховье р. Балыктыг-Хем
<i>Campanulaceae</i>			
<i>Adenophora stenanthina</i> (Ledeb.) Kitag.	17		Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, пойма р. Улуг-Хем, разнотравный луг

У эндема Восточной Сибири и Дальнего Востока *Festuca jacutica* число хромосом определено впервые — $2n=20$.

Festuca jenisseensis — эндем приенисейских степей. Число хромосом у этого вида определено впервые — $2n=28$. Как показали Г. А. Левитский и Н. Е. Кузмина (1927), эволюция рода *Festuca* сопровождалась увеличением пloidности хромосомных наборов от $2n=14, 28$ до $2n=56, 70$. Таким образом, можно предположить, что *F. jacutica* и *F. jenisseensis* являются филогенетически старыми видами.

Для широкораспространенного вида *Glyceria aquatica* в литературе приводятся числа $2n=28, 56$ (ХЧЦР, 1969). В Красноярском крае нами установлено у него $2n=20$.

У *Puccinellia tenuiflora* с территории Тувинской АССР число хромосом оказалось октоплоидным — $2n=56$. По данным А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948), у *Puccinellia tenuiflora* (= *Atropis tenuiflora*) $2n=14$ (Алтай). Интересно изучить число хромосом этого вида в других частях его ареала. Возможно, что у *P. tenuiflora* диплоидная раса возникла на Алтае, а затем распространилась в Туву в виде октоплоидной расы.

У *Allium altaicum* из Тувинской АССР $2n=16$, что подтверждает более ранние данные (Иванов, 1936, и др.). Число хромосом у *A. delicatulum* определено впервые — $2n=16$. У *A. odorum* из Тувы $2n=32$, что соответствует имеющимся данным (ХЧЦР, 1969). Для *A. schoenoprasum* указан ряд чисел — $2n=16, 24, 32$ (Levan, 1936; Соколовская, Стрелкова, 1948; Жукова, 1965, и др.). По нашим данным, в отдельных местообитаниях на территории Тувы у этого вида $2n=16$. *A. tenuissimum* цитологически изучен впервые — $2n=16$ (см. рисунок, а). Хромосомы крупные, от 6.25 до 11.25 мкм. Имеются 1 пара акроцентрических спутничных хромосом, 3 пары субметацентрических и 4 пары метацентрических хромосом (или близких к этому типу).

У *Polygonatum officinale* с Алтая $2n=20$, что подтверждает данные А. П. Соколовской (1966) и др.

Метафазные пластинки.

a — *Allium tenuissimum*, $2n=16$; *б* — *Caragana bungei*, $2n=16$; *в* — *Caragana jubata*, $2n=16$.



Для *Veratrum nigrum* было известно только полиплоидное (октоплоидное) число $2n=64$ (ХЧЦР, 1969). По нашим данным (Тувинская АССР) у этого вида $2n=16$. Таким образом, впервые найдено диплоидное число. В семействе *Caryophyllaceae* впервые определены числа хромосом у *Gypsophila desertorum* — $2n=34$, *G. sericea* — $2n=34$, *Melandrium brachypetalum* — $2n=96$, *M. triste* — $2n=48$ и *Stellaria diffusa* — $2n=104$. У *Cerastium cerastoides* по имеющимся данным (ХЧЦР, 1969) разные числа — $2n=34$, 38, 40. В нашем материале из Тувинской АССР $2n=38$.

Число хромосом у *Aconitum czekanovskiyi* ($2n=16$) согласуется с данными Л. А. Малаховой (1971), однако в нашем материале была обнаружена одна В-хромосома. В. А. Беляева и В. Н. Сипливинский (1976) указывают у растений этого вида из Прибайкалья тетраплоидное число $2n=32$.

У *Aquilegia sibirica* и *Atragene sibirica* определены числа $2n=14$ и $2n=16$, что совпадает с данными П. Г. Жуковой (1961) и нашими материалами (Ростовцева, 1976).

Число хромосом у *Batrachium mongolicum* определено впервые, $2n=32$.

У *Cimicifuga foetida* из Тувинской АССР и Алтайского края число хромосом $2n=16$, что подтверждает данные Г. А. Левитского (1931).

Число хромосом у *Ranunculus repens* определено многими авторами (ХЧЦР, 1969) — $2n=16$, 32. А. П. Соколовская (1960) у растений с о. Сахалин определила $2n=32$, а Л. А. Малахова (1971) на материале с Западного Саяна — $2n=16$. По нашим данным, у этого вида $2n=32$ (Тувинская АССР).

У *Rosa acicularis* по литературным сведениям (ХЧЦР, 1969) имеется полиплоидный ряд чисел: $2n=14$, 28, 42, 56. В нашем материале из Якутской АССР $2n=42$ (гексаплоид).

У *R. cinnamomea* из Алтайского края $2n=14$. Есть данные о числе хромосом этого вида: $2n=14$, 28 (ХЧЦР, 1969). Для *Rubus humulifolius* указываются числа $2n=14$, 28. У растений из Тувинской АССР $2n=14$. У *Spiraea trilobata* число хромосом определено впервые — $2n=18$.

Число хромосом у *Astragalus alpinus* определено многими исследователями (ХЧЦР, 1969). А. П. Соколовская (1963) и П. Г. Жукова (1966) для растений с Камчатки, Чукотки и о. Врангеля указывают $2n=32$.

По нашим данным, у *A. alpinus* из двух местообитаний с юга Средней Сибири $2n=16$. Это говорит о его возможном возникновении в горах умеренного пояса.

У *Astragalus dahuricus*, согласно нашему определению, $2n=16$, что подтверждает данные В. П. Чехова (1935).

У *Caragana bungei* число хромосом определено впервые — $2n=16$ (см. рисунок, б). Хромосомы небольшие, длиной от 2.38 до 3.62 мкм. Имеются 1 пара акроцентрических хромосом и 7 пар метацентрических или близких к ним. Среди последних выделяется 1 пара маленьких равноплечих хромосом.

Для *Caragana jubata* Т. С. Матвеева и А. Д. Тихонова указывают $2n=32$ (ХЧЦР, 1969). Р. Е. Крогулевич (1968) на материале из Станового нагорья определил $2n=16$. По нашим данным, у растений *C. jubata* также $2n=16$ (см. рисунок, в). Хромосомы у этого вида несколько крупнее, чем у *C. bungei*, длиной от 2.50 до 4.25 мкм. Имеются 2 пары акроцентрических, 3 пары субметацентрических и 3 пары метацентрических хромосом.

Так же, как и у предыдущего вида, характерно наличие одной пары коротких хромосом среди равноплечих.

Наши данные о числе хромосом у *Glycyrrhiza uralensis* ($2n=16$) согласуются с литературными (Чехов, 1935). Число хромосом у *Onobrychis tanaitica* из Алтайского края $2n=14$, а из Хакасской автономной области $2n=28$. У близкого вида *O. arenaria* по литературным данным (ХЧЦР, 1969) $2n=14$, 28.

У *Oxytropis deflexa* из Тувинской АССР число хромосом $2n=16$, что подтверждает имеющиеся данные (Ledingham, 1957).

У *Tribulus terrestris* известен ряд чисел: $2n=12$, 24, 36, 48 (ХЧЦР, 1969). В нашем материале из Тувы $2n=36$, так же как у растений из Средней Азии (Захарьева, Астанова, 1968). Таким образом, на территории СССР найдено гексаплоидное число, диплоидная хромосомная раса пока не обнаружена.

Впервые изучено число хромосом у *Tilia sibirica* из реликтового местобитания Кемеровской области — $n=41$.

У *Lythrum virgatum* найдено новое число — $n=20$ (Тувинская АССР). Согласно единственному определению числа хромосом, у этого вида $2n=30$ (ХЧЦР, 1969).

Впервые изучено число хромосом у *Antitoxicum sibiricum* — $2n=24$. Число хромосом у *Dracosephalum altaense* ($=D. grandiflorum$) определено Соколовской и Стрелковой (1938, 1948), а также Л. А. Малаховой (1971). Наши данные из двух местобитаний Тувы подтверждают эти сообщения.

У *D. fruticosum* число хромосом определено впервые — $n=10$.

Число хромосом у *Scutellaria grandiflora* из Тувинской АССР определено ранее — $n=11$ (Красноборов, Ростовцева, 1975). В настоящей работе исследованы растения из одного местонахождения Тувы. Оказалось, что и в этом случае $n=11$.

У *Pedicularis incarnata* и *Veronica krylovii* числа хромосом определены впервые. У обоих видов $2n=16$. Число хромосом у *Pedicularis resupinata* определено Соколовской (1960, 1963) у растений с о. Сахалин и п-ова Камчатка — $2n=16$. Наши материалы из Тувы подтверждают эти данные. У *Veronica spicata* указаны разные числа хромосом — $2n=34$, 35, 36, 68 (ХЧЦР, 1969). Наши данные совпадают с определениями Соколовской и Стрелковой (1948) — $2n=34$ — для растений с Алтая.

Число хромосом у *Galium coreaceum* определено впервые — $n=11$.

У *Valeriana officinalis* число хромосом определено многими авторами (ХЧЦР, 1969). Этот полиморфный вид, имеющий огромный ареал, представлен рядом хромосомных рас с числами $2n=14$, 16, 18, 28, 32, 56, 64. По данным Малаховой (1971) и нашим (Красноборов, Ростовцева, 1975), на юге Красноярского края у него $2n=14$. Беляева и Сипливинский (1975) для растений из Прибайкалья указывают $2n=56$, а в нашем материале из одного пункта на Алтае $2n=28$. Таким образом, на территории Сибири, по-видимому, имеются диплоидная, тетраплоидная и октоплоидная расы. У *V. turczaninovi* $2n=14$, что подтверждает данные Крогулевича (1971).

Число хромосом у *Adenophora stenanthina* определено впервые — $n=17$.

ЛИТЕРАТУРА

- А в д у л о в Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства Злаков. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., прилож. 44. — Б е л я е в а В. А., В. Н. С и п л и в и н с к и й. (1975). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов Байкальской флоры. Бот. ж., 60, 6. — Б е л я е в а В. А., В. Н. С и п л и в и н с к и й. (1976). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов Байкальской флоры. II. Бот. ж., 61, 6. — Ж у к о в а П. Г. (1961). Кариология некоторых видов *Ranunculaceae* в Полярно-Альпийском ботаническом саду. Бот. ж., 46, 3. — Ж у к о в а П. Г. (1965). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. ж., 50, 9. — Ж у к о в а П. Г. (1966). Число хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — З а х а р ь е в а О. И., С. Б. А с т а н о в а. (1968). Хромосомные числа некоторых дикорастущих видов цветковых растений Средней Азии. ДАН Тадж. ССР, 11, 11. — И в а н о в М. А. (1936). Число хромосом алтайского лука (*Allium altaicum* Pall.). Изв. Вост.-Сиб. сельхоз. инст., 2. — К р а с -

я об о р о в И. М., Т. С. Р о с т о в ц е в а. (1975). Числа хромосом некоторых видов растений на юге Сибири. Бот. ж., 60, 6. — К р о г у л е в и ч Р. Е. (1968). Числа хромосом и эколого-географическая характеристика некоторых растений Станового нагорья. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 15, 3. — К р о г у л е в и ч Р. Е. (1971). Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья. В кн.: Экология флоры Забайкалья. — Л е в и т с к и й Г. А. (1931). Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике (на основе исследования подсемейства *Helleboreae*). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 27, 1. — Л е в и т с к и й Г. А., Н. Е. К у з м и н а. (1927). Кариологический метод в систематике и филогенетике рода *Festuca* (подрод *Eu-Festuca*). Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 17, 3. — М а л а х о в а Л. А. (1971). Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1. — Р о с т о в ц е в а Т. С. (1976). Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* Juss. Бот. ж., 61, 8. — С о к о л о в с к а я А. П. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры о. Сахалина). Вестн. ЛГУ, сер. биол., 4, 21. — С о к о л о в с к а я А. П. (1963). Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры полуострова Камчатки). Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3, 15. — С о к о л о в с к а я А. П. (1966). Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3. — С о к о л о в с к а я А. П., Н. С. П р о б а т о в а. (1976). Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов. Бот. ж., 61, 3. — С о к о л о в с к а я А. П., О. С. С т р е л к о в а. (1938). Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая. ДАН СССР, 21, 1—2. — С о к о л о в с к а я А. П., О. С. С т р е л к о в а. (1948). Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая. Уч. зап. Гос. пед. инст. им. Герцена, 66. — Х р о м о с о м н ы е ч и с л а ц в е т к о в ы х р а с т е н и й. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Ч е х о в В. П. (1935). Карисистематический очерк трибы *Gaiegeae* Bionn. Тр. Биол. н.-и. инст., Томск, 1. — L e d i n g h a m G. F. (1957). Chromosome number of some saskatchewan *Leguminosae* with particular reference to *Astragalus* and *Oxytropis*. Canad. J. Bot., 35, 5. — L e v a n A. (1936). Zytologische studien an *Allium schoenoprasum*. Hereditas, 23, 3.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 18 XI 1976.

УДК 576.312.37 (582.675.3)

В. Н. Косенко

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ *LEONTICE EWERSMANNII* BUNGE И *L. INCERTA* PALL. (СЕМ. *BERBERIDACEAE*)

V. N. KOSENKO. COMPARATIVE KARYOLOGICAL STUDY
OF *LEONTICE EWERSMANNII* BUNGE AND *L. INCERTA* PALL.
(*BERBERIDACEAE*)

Сравнительно-кариологическим методом исследованы два вида рода *Leontice* L. Определены хромосомные числа и впервые описаны кариотипы *Leontice ewersmannii* Bunge ($2n=32$) и *L. incerta* Pall. ($2n=32$). Хромосомные наборы изученных видов *Leontice* отличаются по числу спутничных хромосом: у *L. ewersmannii* их 4 пары, у *L. incerta* — 2. Обнаружены существенные кариотипические различия на уровне популяций у *L. incerta*. В одной из популяций *L. ewersmannii* обнаружена гетероморфность по XVI паре хромосом.

Границы родов *Leontice* и *Gymnospermium* были установлены на основе изучения таких морфологических признаков, как строение плодов и семян, а также число и расположение стеблевых листьев (Тахтаджян, 1970). Основываясь на этих данных и на собственных наблюдениях, мы считаем, что на территории Советского Союза имеются три вида *Leontice*: *L. armeniaca* Boiv., *L. ewersmannii* Bunge, *L. incerta* Pall.

Карриологически изучен только один вид — *L. armeniaca* (Косенко, 1977), а для *L. ewersmannii* и *L. incerta* были определены лишь хромосомные числа (Капинос, Каграманова, 1966; Тахтаджян, 1969).

Целью нашей работы было изучение кариотипов *L. ewersmannii* и *L. incerta* из разных популяций и в дальнейшем сравнение их с кариотипами других видов *Leontice*, распространенных как на территории Советского Союза, так и за его пределами.

Материал и методика

Подсчет хромосом и изучение кариотипа проводились на метафазных пластинках меристемы корней. Корни были получены от клубней растений, живая коллекция которых находится в оранжерее группы биосистематики Ботанического института АН СССР (Ленинград). Клубни и гербарий были собраны нами во время экспедиционных поездок в Среднюю Азию и Казахстан в 1975 и 1976 гг., а также другими коллекторами. Пользуясь случаем выразить благодарность Л. А. Кузнецову, Г. Н. Непли, К. П. Попову, Н. С. Снигиревской и С. Г. Жилину за помощь в сборе живого материала.

Хромосомы *L. ewersmannii* и *L. incerta* исследованы на постоянных давленных препаратах, приготовленных по методике, подробно описанной в предыдущей работе (Косенко, 1977). Хромосомный индекс определялся в процентах как отношение длины малого плеча к общей длине хромосомы. В зависимости от его величины в кариотипах изученных видов *Leontice* мы различаем следующие типы хромосом: метацентрические ($F\% = 50-45$), субметацентрические ($F\% = 44-35$), акроцентрические ($F\% = 34-10$) и телоцентрические с хромосомным индексом менее 10.

Работа выполнена в группе биосистематики Ботанического института им. В. Л. Комарова под руководством А. Л. Тахтаджяна.

Результаты и обсуждение

1. *Leontice ewersmannii*, $2n=32$ (рис. 1, а; 2, а).

Изучение кариотипа *L. ewersmannii* проводилось на материале, собранном из следующих пяти популяций.

П о п у л я ц и я № 1. Узбекская ССР, Ташкентская обл., ст. Джилга, в посевах пшеницы, 24 IV 1975, В. Н. Косенко, гербарный № 444; изучено 6 растений.

П о п у л я ц и я № 2. Таджикская ССР, окрестности пос. Дангара, 8 км от перевала Шар-Шар, на склонах гор и как сорняк в посевах пшеницы, 13 V 1975, В. Н. Косенко, гербарный № 445; изучено 8 растений.

П о п у л я ц и я № 3. Таджикская ССР, Ак-Тау, восточный склон хребта Газимайлик, в поясе высокотравных злаковых фисташников, 28 VI 1969, К. П. Попов, посевной № 106; изучено 2 растения.

П о п у л я ц и я № 4. Таджикская ССР, склоны хребта Рен-Тау, 1963, Г. Н. Непли, посевной № 40; изучено 3 растения.

П о п у л я ц и я № 5. Казахская ССР, при подъеме на перевал Курдай, в горах среди камней и на осыпях, 13 V 1976, В. Н. Косенко, гербарный № 446; изучено 6 растений.

Хромосомный набор представлен 16 парами хромосом, размером от 12.8 до 5.8 мкм. Из них III и IV пары — метацентрические, I, II, XV и XVI пары — субметацентрические, а остальные 10 пар набора — акроцентрические хромосомы (рис. 2, а), из которых 4 пары спутничных. Спутники маленькие, точечного типа. Общая длина хромосом диплоидного набора 152 мкм. Различия по кариотипу на уровне популяций не выявлены.

Кариотип *L. ewersmannii* представлен четырьмя гомологичными наборами, поэтому мы рассматриваем этот вид как автотетраплоид.

У одного из растений популяции № 2 *L. ewersmannii* отмечается гетероморфность по XVI паре хромосом (рис. 2, а). Гетероморфная хромосома набора по сравнению со своими гомологами имеет большую величину (7.2 мкм) и другой хромосомный индекс ($F\% = 32$) за счет увеличения длины большего плеча. По морфологическим признакам это растение не отличается от других растений популяции.

2. *L. incerta*, $2n=32$ (рис. 1, б, в; 2, б, в).

Изучен материал из трех популяций. Во всех случаях определено одно число ($2n=32$), но по морфологии хромосом популяция № 3 отличается от популяций №№ 1 и 2.

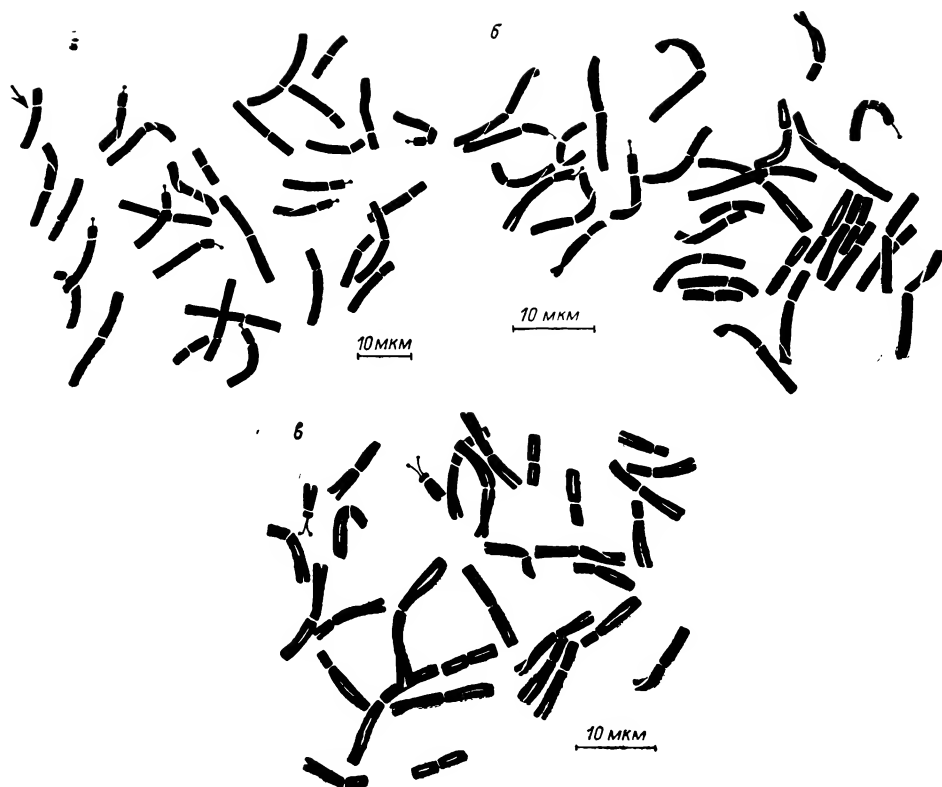


Рис. 1. Метафазные пластинки *Leontice*.

a — *L. ewersmannii* Bunge ($2n=32$), в наборе гетероморфная хромосома обозначена стрелкой; *б* — типичный хромосомный набор *L. incerta* Pall. ($2n=32$); *в* — хромосомный набор *L. incerta* Pall. ($2n=32$) с о. Барсакельмес.

П о п у л я ц и я № 1. Казахская ССР, 30 км западнее Чилика, Пшук-Нура, предгорная равнина, на плотной глинистой почве, 5 V 1976, В. Н. Косенко, гербарный № 451; изучено 8 растений.

П о п у л я ц и я № 2. Казахская ССР, к востоку от северного побережья Перовского залива, на Аральском море. Урочище Гильбасат, в 6 км от пос. Акеспе, древние отложения Аральского моря, 8 VII 1968, Н. С. Смигиревская и С. Г. Жилин, посевной № 86; изучено 5 растений.

Хромосомный набор представлен 16 парами хромосом величиной от 15.1 до 6.8 мкм. Из них I, II, III, XV и XVI пары — метацентрические, IV и V — субметацентрические, остальные 9 пар — акроцентрические хромосомы. Две пары акроцентрических хромосом являются спутничными (рис. 1, б; 2, б). Спутник маленький, точечного типа, как у *L. ewersmannii*. Общая длина хромосом диплоидного набора 168.4 мкм.

П о п у л я ц и я № 3. Казахская ССР, о. Барсакельмес, территория заповедника Барсакельмес, участок № 1, 28 V 1976, Л. А. Кузнецов, посевной № 260; изучено 8 растений.

Хромосомный набор также представлен 16 парами хромосом величиной от 13.8 до 2.8 мкм. Из них I, II, XIV и XV пары — метацентрические, III, IV, V и VI — субметацентрические, остальные 8 пар набора — акроцентрические хромосомы (рис. 1, в; 2, в). Акроцентрическая XVI пара хромосом является спутничной. Форма спутника и его размер такие же, как в кариотипах *L. ewersmannii* и *L. incerta*. Общая длина хромосом диплоидного набора 133.4 мкм.

Описанный хромосомный набор *L. incerta* из популяции № 3 существенно отличается от кариотипов растений из популяций №№ 1 и 2 этого вида по XVI паре хромосом. Хромосомы XVI пары в кариотипе *L. incerta* с о. Барсакельмес значительно меньше по размеру (2.8 мкм), имеют большую степень асимметрии ($F\% = 14$) и являются спутничными.

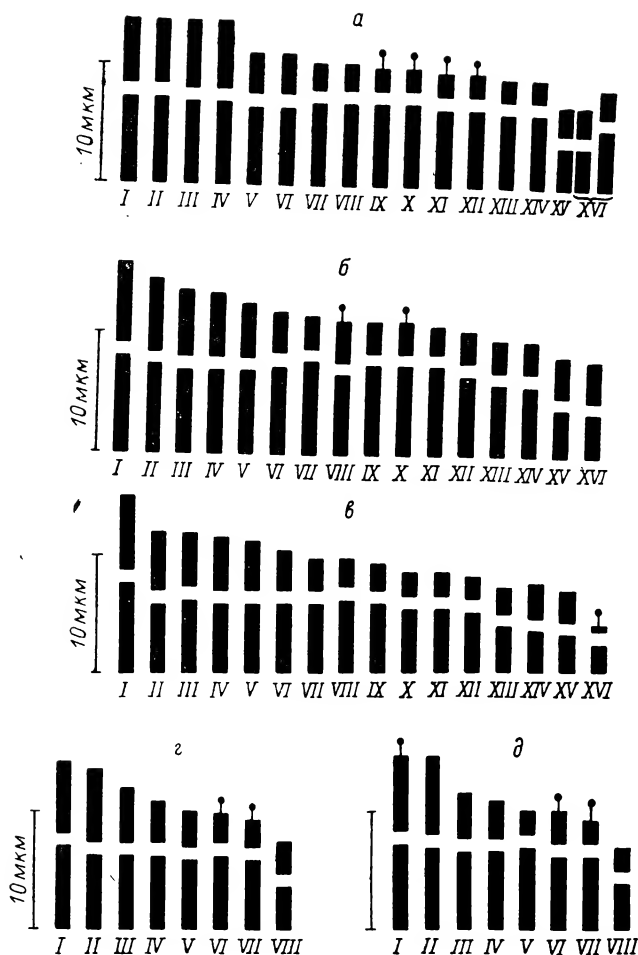


Рис. 2. Кариогаммы изученных видов *Leontice*.

а — *L. ewersmannii* Bunge ($2n = 32$), б — *L. incerta* Pall. ($2n = 32$), в — *L. incerta* Pall. ($2n = 32$), г — *L. leontopetalum* L. ($2n = 16$), д — *L. armeniaca* Boiv. ($2n = 16$).

В связи с вариабельностью кариотипов внутри вида у *L. incerta* возник вопрос, какой хромосомный набор следует считать типичным для этого вида. Основываясь на частоте встречаемости различных кариотипов и распространении их в пределах ареала, мы считаем типичным кариотип *L. incerta* из популяций №№ 1 и 2. Вероятно, географическая и экологическая обособленность популяции № 3 (остров в Аральском море) явилась условием для поддержания этой кариотипической изменчивости.

Для решения вопроса о принадлежности растений с о. Барсакельмес к *L. incerta* необходимы их сравнительно-морфологическое изучение, а также исследование с применением других биосистематических методов.

Ввиду того что кариотип *L. incerta* во всех изученных популяциях представлен двумя гомологичными наборами, мы принимаем его за алло-тетраплоид.

Сравнение *L. ewersmannii* и *L. incerta* с ранее изученными видами *L. armeniaca* и *L. leontopetalum* по кариотипу обнаруживает их сходство по основному числу хромосом ($x=8$). Соматическое число хромосом у разных видов варьирует — *L. armeniaca* и *L. leontopetalum* — диплоиды (рис. 2, г, д), а *L. ewersmannii* и *L. incerta* — тетраплоиды (рис. 2, а—в). При этом *L. ewersmannii* — автотетраплоид, а *L. incerta*, вероятно, алло-тетраплоид. В кариотипах у всех видов *Leontice* выявлены спутничные хромосомы, как правило, акроцентрические, но число их и положение внутри набора являются специфичным для вида. В хромосомном наборе

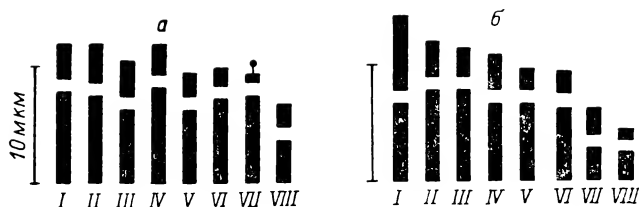


Рис. 3. Кариогаммы двух видов *Caulophyllum* Michx.
 а — *C. robustum* Maxim. ($2n=16$) (по Kawano, Ihara, 1967); б — *C. thalictroides* (L.) Michx. ($2n=16$) (по Moore, 1963).

L. armeniaca в отличие от других видов, кроме акроцентрических спутничных хромосом, обнаружена одна пара (I) спутничных метацентрических хромосом.

В кариотипах видов *Leontice* акроцентрические хромосомы близки друг другу по размеру и по величине хромосомного индекса. По общей длине хромосом диплоидного набора виды *Leontice* практически не различаются; существующие незначительные различия, вероятно, объясняются неточностью измерения и применяемой методикой.

Кариотипы четырех видов *Leontice* очень близки по морфологии хромосом. Исключением является более асимметричный кариотип растений одной из популяций *L. incerta* (остров в Аральском море), благодаря наличию в нем резко акроцентрической XVI пары хромосом с $F\%=14$.

Род *Leontice* сближают с *Caulophyllum* Michx. не только по внешней морфологии, но и на основании анатомических данных. С. А. Туманян (1965) обнаружила общие признаки в строении эпидермы нижней стороны листа у этих двух родов. Тахтаджян и Меликян (1972) по анатомическому строению спермодермы объединяют *Leontice* и *Caulophyllum* в одно подсемейство *Leonticoideae* сем. *Berberidaceae*.

Интересно было сравнить эти два рода кариологически. Род *Caulophyllum* представлен всего двумя видами — *C. robustum* Maxim. в Восточной Азии и *C. thalictroides* (L.) Michx. в Северной Америке. Кариотипы обоих видов *Caulophyllum* достаточно хорошо изучены.

Японские исследователи Кавано и Ихара (Kawano, Ihara, 1967) определили соматическое число хромосом и описали кариотип *C. robustum* для трех популяций. В хромосомном наборе *C. robustum* — 8 пар хромосом, среди которых VIII пара — субметацентрическая, I, II, III, IV, V и VI — акроцентрические, VII пара хромосом — телоцентрическая и является спутничной. Спутник маленький, точечного типа.

Соматическое число хромосом *C. thalictroides* ($2n=16$) впервые было определено Ланглет (Langlet, 1928) на микротомных препаратах. Позднее Мор (Moore, 1963) изучил кариотипы двух разновидностей *C. thalictroides* — var. *thalictroides* и var. *giganteum*.

Кариотипические различия между этими разновидностями не были обнаружены. Описанный Мором хромосомный набор *C. thalictroides* представлен 8 парами хромосом, среди которых 6 пар акроцентрические (II, III, IV, V, VI и VIII) и 2 пары (I и VII) — метацентрические. Спутничные хромосомы в кариотипе *C. thalictroides* не выявлены.

Ввиду того, что при изучении хромосом *C. robustum* и *C. thalictroides* разными авторами использовались разные методы обработки результатов их измерений, мы сочли необходимым переработать данные согласно принятой нами методике (см. таблицу) и на основании полученных показателей построить кариогаммы (рис. 3, а, б).

Сравнительно-кариологическое изучение *Leontice* и *Caulophyllum* показывает сходство этих родов по основному числу хромосом ($x=8$) и по форме спутников, если они обнаружены.

Кариотипы *Leontice* и *Caulophyllum* различаются по морфологии хромосом. Как правило, в хромосомных наборах видов *Leontice* имеются метацентрические, субметацентрические и акроцентрические хромосомы,

Размеры хромосом (в мкм) видов *Leontice* (данные автора) и видов *Saurorhynchium* (литературные данные)

Хромосомы	<i>L. armeniaca</i> (2n = 16)			<i>L. leontopetalum</i> (2n = 16)			<i>L. ewersmannii</i> (2n = 32)			<i>L. incerta</i> (2n = 32)				<i>C. robustum</i> (2n = 16)			<i>C. thalictroides</i> (2n = 16)		
	длина плеч	общая длина хромосомы	F%	длина плеч	общая длина хромосомы	F%	длина плеч	общая длина хромосомы	F%	популяции №№ 1, 2		популяция № 3		длина плеч	общая длина хромосомы	F%	длина плеч	общая длина хромосомы	F%
										длина плеч	общая длина хромосомы	длина плеч	общая длина хромосомы						
I	S7.3—6.2	13.5	46	7.0—6.2	13.2	48	7.3—5.5	12.8	43	8.1—7.0	15.1	46	7.6—6.2	13.8	45	7.6—3.0	6.5—6.5	13.0	50
II	7.0—6.0	13.0	46	6.2—6.0	12.2	49	7.3—5.5	12.8	43	7.2—6.0	13.2	46	5.9—5.2	11.1	46	7.4—3.3	7.5—3.0	10.5	28
III	6.5—4.0	10.5	38	6.2—4.6	10.8	42	6.8—5.6	12.4	45	7.0—5.8	12.8	46	6.0—4.6	10.6	43	8.1—2.5	7.5—2.5	10.0	27
IV	6.5—3.0	9.5	32	6.0—3.5	9.5	37	6.8—5.6	12.4	45	7.0—5.4	12.4	43	5.9—4.7	10.6	44	6.3—3.1	6.5—3.0	9.5	29
V	6.8—2.1	8.9	24	5.9—3.0	8.9	33	6.5—3.3	9.8	34	6.8—4.6	11.4	40	5.8—4.1	9.9	41	7.1—1.6	6.5—2.0	8.5	23
VI	S 6.3—2.5	8.8	28	S6.2—2.3	8.5	27	6.5—3.3	9.8	34	7.3—3.6	10.9	33	5.9—3.6	9.5	37	6.4—2.1	6.0—2.0	8.0	25
VII	S*6.3—2.1	8.4	25	S5.9—2.4	8.3	29	6.9—2.4	9.3	26	7.7—2.6	10.3	25	6.1—2.6	8.7	30	S7.3—0.6	2.7—2.5	5.4	48
VIII	4.0—2.1	6.1	34	3.6—2.5	6.1	40	6.9—2.4	9.3	26	S6.6—3.4	10.0	34	6.0—2.4	8.4	28	3.4—2.1	2.5—0.9	3.4	27
IX							S7.1—2.0	9.1	22	7.2—2.8	10.0	28	5.7—2.3	8.0	29				
X							S7.1—2.0	9.1	22	S7.2—2.5	9.7	26	5.5—2.1	7.6	28				
XI							S6.5—2.0	8.5	23	7.2—2.2	9.4	23	5.5—1.9	7.4	26				
XII							S6.5—2.0	8.5	23	6.4—2.5	8.9	28	5.0—1.9	6.9	28				
XIII							6.3—2.0	8.3	24	6.0—2.5	8.5	29	4.0—1.9	5.9	32				
XIV							6.3—2.0	8.3	24	5.6—2.5	8.1	30	3.0—2.9	5.9	49				
XV							3.5—2.3	5.8	40	3.9—3.5	7.4	47	3.0—2.5	5.5	46				
XVI							3.5—2.3	5.8	40	3.5—3.3	6.8	48	S2.4—0.4	2.8	14				

* S — спутничные хромосомы.

число и положение которых внутри хромосомного набора варьирует у каждого вида. В кариотипах видов *Caulophyllum*, кроме этих типов хромосом, есть еще телоцентрические хромосомы (*C. robustum*). Внутри рода *Leontice* обнаружены диплоидные и тетраплоидные виды, в то время как оба вида *Caulophyllum* являются диплоидами.

В кариотипах всех изученных видов *Leontice* спутничные хромосомы, как правило, акроцентрические, среднего размера; у *Caulophyllum* спутничные хромосомы телоцентрические (*C. robustum*).

Считаем необходимым еще раз подчеркнуть существенные кариотипические отличия популяции № 3 *L. incerta* от других популяций этого вида и от всех остальных видов *Leontice*, а также указать на некоторое сходство кариотипа этой популяции с кариотипом *Caulophyllum*. Среди всех видов *Leontice* только в кариотипе *L. incerta* (о. Барсакельмес) обнаружена пара резко акроцентрических спутничных хромосом (XVI пара). Эта самая короткая пара хромосом приближается по морфологии к VII паре хромосом *C. robustum*, хотя уступает ей по величине.

Хромосомный набор *L. incerta*, собранного с территории заповедника Барсакельмес, является более симметричным по сравнению с кариотипами других видов рода *Leontice*. Среди *Leontice* и *Caulophyllum* наибольшая степень асимметрии кариотипа обнаружена у *C. robustum*, в хромосомном наборе которого нет метацентрических хромосом. В связи с тем, что при приготовлении давленных препаратов *Leontice* и *Caulophyllum* использовалась различная предобработка, сравнение данных родов по общей длине хромосом диплоидного набора невозможно.

Выводы

На основании проведенного нами сравнительно-кариологического изучения *L. ewersmannii* и *L. incerta* можно сделать следующие выводы.

1. *L. ewersmannii* и *L. incerta* имеют одно и то же число хромосом $2n=32$. *L. ewersmannii* — автотетраплоид, а *L. incerta*, по-видимому, — аллотетраплоид. Для более точного решения вопроса о природе пloidности *L. incerta* необходимо применение других методов исследования, в частности изучение мейоза.

2. Кариотипы *L. ewersmannii* и *L. incerta* различаются по числу спутничных хромосом — у *L. ewersmannii* их 4 пары, а у *L. incerta* — 2 пары.

3. Кариотип *L. incerta* является более симметричным за счет большего числа метацентрических и субметацентрических хромосом.

4. Внутри вида *L. incerta* выявлены существенные кариотипические различия на уровне популяций. Популяцию № 3 с о. Барсакельмес следует рассматривать как цитологическую расу *L. incerta*.

5. Все изученные виды *Leontice* имеют одно основное число ($x=8$) и близки по морфологии хромосом. Внутри рода *Leontice* встречаются диплоидные и тетраплоидные виды. Обнаружены различия по числу спутничных хромосом у разных видов *Leontice*.

6. Несмотря на то что для *Leontice* и *Caulophyllum* характерно одно основное число хромосом ($x=8$) и сходство по некоторым кариологическим признакам, все же кариотипические различия между этими родами более существенны, чем между видами *Leontice*.

ЛИТЕРАТУРА

- Капинос Г. Е., Ф. В. Каграманова. (1966). К биологии цветения и цитозембриологии *Leontice* L. Изв. АН Азерб. ССР, сер. биол. наук, 1. — Косенко В. Н. (1977). Сравнительно-кариологическое изучение трех родов семейства *Berberidaceae*. Бот. ж., 62, 2. — Тахтаджян А. Л. (1969). В кн.: Хромосомные числа цветковых растений. Под ред. Ал. А. Фёдорова. — Тахтаджян А. Л. (1970). О роде *Gymnospermium* Sprach. Бот. ж., 55, 8. — Тахтаджян А. Л., А. П. Меликян. (1972). Сравнительно-анатомическое изучение семенной оболочки *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой. Бот. ж., 57, 10. — Туманян С. А. (1965). Строение черешка у травянистых форм семейства *Berberidaceae*. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 58. — Kawano Sh.,

M. I h a r a. (1967). Chromosome morphology of *Caulophyllum robustum* (Podophyllaceae) and its systematic implication. J. Jap. Bot., 42, 5. — L a n g l e t O. F. J. (1928). Einige Beobachtungen über die Zytologie der *Berberidaceae*. Svensk. Bot. Tidskr., 22, 11. — M o o r e R. J. (1963). Karyotype evolution in *Caulophyllum*. Canad. J. Gen. Cytol., 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

Получено 14 II 1977.

УДК 537.533.35 : 582.263.12 (571.66)

Б. В. Громов, К. А. Мамкаева, Н. Н. Титова, Г. Н. Войнова

***CHLAMYDOMONAS PROTEUS* PRING. ИЗ КИСЛЫХ ИСТОЧНИКОВ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА**

B. V. G R O M O V, K. A. M A M K A E V A, N. N. T I T O V A,
G. N. V O I N O V A. *CHLAMYDOMONAS PROTEUS* PRING. FROM ACID
SPRINGS OF KAMCHATKA PENINSULA

Из источников с pH 3—5, расположенных в районе кальдера Узона и Долины гейзеров на Камчатке, выделена 21 культура хламидомонады, определенной как *Ch. proteus*. Установлено, что этот вид является гетероталличным и изогамным. В культуре рост происходит при pH 3—8, но лучше в нейтральной или слабощелочной среде; таким образом этот вид кислотоустойчивый, но не ацидофильный. Описаны особенности морфологии и ультраструктуры клеток *Ch. proteus*.

Водоемы с низкими значениями pH распространены на поверхности Земли довольно широко, они могут быть связаны с рудными месторождениями, сбросами кислых продуктов промышленных предприятий и т. д. В районах вулканической деятельности встречаются источники, богатые серной кислотой, pH которых может быть очень низким. В кислых водах развиваются специфические группировки водорослей, экология и физиология которых представляет несомненный интерес.

Среди кислотолюбивых или кислотоустойчивых форм водорослей обычно обнаруживают виды *Cyanidium*, *Zygogonium*, *Euglena*, *Chlamydomonas*, *Ulotrix*, *Chlorella* и др. (Brock, Darland, 1970; Brock, 1972; Cassin, 1974).

В СССР, особенно в районах Дальнего Востока, источники с низким значением pH широко распространены, однако их альгофлора еще плохо изучена.

В процессе исследования водорослей горячих источников на полуострове Камчатка нами получены чистые культуры *Chlamydomonas* sp., развивавшегося в естественных условиях при pH 3—5. Этот вид был в дальнейшем определен как *Ch. proteus* Pring., который, насколько нам известно, ранее в СССР не был обнаружен. В данном сообщении приводится описание основных особенностей полученных штаммов.

Материал и методика

При выделении и очистке культур мы использовали общепринятые методы. В рассевах из образцов воды источников *Chlamydomonas* образовывал колонии на средах, весьма различных по составу и pH. В качестве основной была использована среда, содержащая (в г/л): KNO₃ — 1.0, KH₂PO₄ — 0.2, MgSO₄·7H₂O — 0.2, CaCl₂ — 0.15, стандартного раствора микроэлементов (Громов, 1965) — 1 мл. Среду подкисляли серной кислотой до pH 5.

Водоросли выращивали при температуре 25° и непрерывном освещении люминесцентными лампами ДС-40 при освещенности культур 2000—5000 лк на среде с 1.5% агара или в жидкой среде в пробирках или конических колбах. В некоторых опытах водоросли выращивали в колбах

со средами различного состава и рН, а также в среде указанного состава, но с органическими добавками на свету или в темноте.

Материал из культур разных штаммов исследовали в светлом поле микроскопа или с использованием фазового контраста. Была также изучена ультраструктура штамма № 12. В этом случае материал из трехсуточной культуры центрифугировали в течение 3 мин. при 4000 об./мин.; полученную таким образом массу водорослей фиксировали двумя методами: 1) 2.5% раствором глутарового альдегида в 0.1 М какодилатном буфере при рН 6.8 в течение 5 час. при комнатной температуре с последующей фиксацией 1% OsO_4 в этом же буфере в течение 12 час. при 0°; 2) 1.0% OsO_4 в 0.1 М фосфатном буфере при рН 7.2 в течение 3 час. при 4°.

После фиксации и промывки материал обезживали в спиртах возрастающих концентраций и заливали в аралдит. Срезы получали на микротоме ЛКВ-III и после контрастирования уранилацетатом и цитратом свинца просматривали под электронным микроскопом Hitachi-11E при ускоряющем напряжении 75 кВ.

Для получения гамет и исследования особенностей полового процесса у *Ch. proteus* использовали несколько видоизмененный метод, разработанный для *Ch. reinhardii* (Sager, 1955). Культуры подращивали при слабом освещении (1700 лк) 10 суток на твердой среде, затем пересевали на твердую среду без азота и выращивали в течение 4—5 дней. Полученный материал на 4 дня переносили в жидкую среду без азота. Равные объемы полученных таким образом суспензий различных штаммов смешивали попарно и выдерживали 3 часа при слабом освещении, а затем переносили в условия более интенсивного освещения (около 7000 лк), после чего материал периодически микроскопировали в течение нескольких дней.

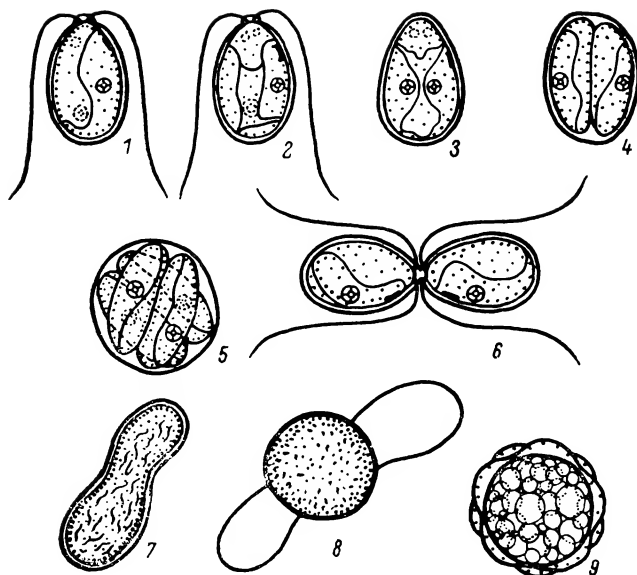
Результаты и обсуждение

Из трех различных источников был выделен 21 штамм *Ch. proteus* (см. таблицу). Каких-либо различий в морфологии и характере роста этих штаммов обнаружить не удалось, за тем исключением, что при росте на средах с агаром некоторые штаммы образовывали светло-зеленый, а другие — темно-зеленый налет. Этот признак не коррелировал с происхождением штамма или с его полом.

Характеристика штаммов *Chlamydomonas proteus*, выделенных из кислых источников Камчатки

№ штамма	Источник	Окраска *	Знак пола
1	Район кольдера Узона, температура 38°, рН 5	с	—
2	Тот же	с	—
3	» »	т	+
4	» »	с	+
5	» »	с	—
6	» »	т	—
7	Район кольдера Узона, температура 50°, рН 5	т	—
8	Тот же	т	—
12	Долина гейзеров, температура 48°, рН 3	т	+
13	Район кольдера Узона, температура 48°, рН 5	т	—
14	Тот же	т	—
15	» »	т	+
16	» »	т	—
17	» »	т	—
18	» »	с	+
19	» »	т	+
20	» »	т	+
21	» »	т	—
22	» »	т	—
23	» »	т	—
24	» »	с	+

* с — светло-зеленая, т — темно-зеленая.



Морфологические особенности *Chlamydomonas proteus*.

1—3 — подвижные вегетативные клетки; 4, 5 — деление клетки; 6 — копуляция гамет; 7, 8 — образование зиготы; 9 — зрелая зигота.

В жидких средах клетки подвижны или неподвижны; в последнем случае они образуют скопления, состоящие из нескольких десятков клеток, но выраженные слизистые капсулы при этом не образуются. В молодых, недавно засеянных культурах клетки в основном неподвижны, постепенно число подвижных клеток возрастает.

✱ Подвижные клетки в большинстве овальные, иногда слегка яйцевидные (см. рисунок, 1—3; табл. I, 1, 2, см. вклейку). Длина клеток 6—9, ширина — 2—6 мкм. Оболочка тонкая, иногда на заднем полюсе отстает от протопласта (табл. I, 2). На переднем полюсе клетки имеется небольшой носик — папилла. Она имеет форму прямоугольной плоской или слегка вогнутой платформы, жгутики проходят по длинной ее оси (см. рисунок, 1, 2; табл. I, 1, 2; табл. II, 4, 5, см. вклейку). Хроматофор периферический пристенный с массивным пиреноидом, расположенным сбоку, приблизительно на среднем уровне клетки. Иногда пиреноидов два, тогда они расположены на одном уровне (см. рисунок, 3; табл. I, 4). Пиреноид пронизан многочисленными мембранами, иногда связанными с тилакоидами хроматофора, и имеет массивную крахмальную обкладку (табл. II, 2). Ядро расположено в задней части клетки; более или менее отчетливая стигма находится у переднего полюса (см. рисунок, 1—3). Стигма — внутри мембраны хлоропласта и состоит из одного (табл. II, 3) или иногда из нескольких рядов глобул. У основания жгутиков расположены две пульсирующие вакуоли. Жгутики длиннее клетки — до 15 мкм.

Клетки делятся продольно, после чего дочерние особи поворачиваются на 180° (см. рисунок, 4, 5; табл. I, 5). При делении клетки пиреноид не исчезает, а также делится. В соответствии с классификацией Эттла (Ettl, 1972), который придает характеру клеточного деления у *Chlamydomonas* большое систематическое значение, — это типичное простое продольное деление.

Образование подвижных гамет, их копуляция и созревание зигот наблюдаются при смешивании культур некоторых штаммов, выращивавшихся в жидкой среде в обычных условиях, однако более четкие результаты для всех штаммов были получены при использовании метода, описанного выше. Копуляция гамет и образование зигот внутри одного штамма никогда не наблюдаются. Все изученные штаммы могут быть от-

несены к + или — типу спаривания. Обозначения + или — тип даны нами условно, так как установить их соответствие мужскому или женскому типу пока не удалось.

Обычно гаметы несколько мельче вегетативных клеток, но их размеры варьируют. Копулировать могут клетки, несколько различающиеся размерами, однако не удалось установить различий в размерах гамет разных штаммов. Таким образом, этот вид может рассматриваться как гетероталлический и изогамный.

При копуляции гаметы соединяются носиками, сливаются и образуют круглую зиготу (см. рисунок, 6—8; табл. I, 7). Оболочка гамет сбрасывается. Зигота постепенно покрывается толстой волнистой оболочкой (см. рисунок, 9; табл. I, 8). Диаметр зрелых зигот 10—13 мкм. В описанных условиях процесс созревания зигот длится несколько дней.

Каких-либо достоверных различий в физиологических свойствах различных штаммов нам выявить не удалось. Рост наблюдается в средах с исходным pH 3—8; в качестве источника азота могут быть использованы сернокислый аммоний, нитраты, мочевины. В средах с физиологически кислой солью — сернокислым аммонием — водоросли растут до тех пор, пока pH среды не снизится до 2.0—2.5, после чего культуры гибнут. В средах с мочевиной рост ограниченный, неустойчивый. Наиболее продолжительный и устойчивый рост наблюдается в средах с нитратом.

Все штаммы хорошо развивались при температурах 25—35°, при 40° рост не был отмечен. Таким образом, отношение изученных штаммов водоросли к pH вполне соответствует условиям их обитания; культуры были получены из источников с pH 3—5, однако при температурах, зарегистрированных для двух исследованных источников, водоросли в культурах не развивались. Подобное несоответствие может объясняться различными причинами: неточностью фиксации условий взятия пробы, несоответствием условий культуры природным или отбором термочувствительных мутантов в процессе лабораторного культивирования при умеренных температурах.

Все изученные штаммы *Chlamydomonas* безусловно относятся к одному виду. Некоторые виды *Chlamydomonas* описаны в качестве типичных обитателей кислых вод. Это прежде всего широко распространенный на разных континентах *Ch. acidophila* Negoro, довольно подробно изученный Фоттом (Fott, 1964; Fott, McCarthy, 1964), а также *Ch. sphagnophila* Pasch. (Cassin, 1974). Однако эти два вида отличаются от исследованного организма отсутствием папиллы; это является принципиальным отличием, согласно представлениям о систематике рода *Chlamydomonas* (Ettl, 1965). *Ch. acidophila* растет при более низких pH — от 1 до 5; таким образом, он может рассматриваться как ацидофильный, тогда как изученная форма способна развиваться в широких пределах pH и ацидофильной не является.

Исследованная нами форма вполне соответствует диагнозу *Ch. proteus* Pringsheim (Pringsheim, 1930), хотя нужно отметить, что описание этого вида дано автором весьма поверхностно. В соответствии с диагнозом Принсгейма (1930) *Ch. proteus* характеризуется эллипсоидальными клетками с тонкой оболочкой и маленькой плоской папиллой. Клетки делятся продольно, жгутики длиннее клетки, хроматофор латеральный, очень изменчивый по форме, занимающий около 3/4 клетки. Пиреноид расположен в средней части клетки, ядро — в задней, стигма передняя. Размеры клеток *Ch. proteus*, по Принсгейму, — 9×6 мкм. Вид был описан им на основе изучения материала из лужи на супесчаной почве в Богемии. Характер полового процесса и физиологические свойства вида он не исследовал.

Поскольку принципиально важные с точки зрения систематики рода *Chlamydomonas* признаки (Ettl, 1965) у *Ch. proteus* и исследованной нами формы вполне совпадают, мы рассматриваем полученные штаммы в качестве представителей этого вида, а приведенное выше описание их свойств — как углубление его характеристики.

Полученные нами в культуре штаммы *Ch. proteus* могут представить интерес для физиологических и генетических исследований, так как они хорошо растут в лабораторных условиях и легко скрещиваются.

ЛИТЕРАТУРА

Г р о м о в Б. В. (1965). Коллекция культур водорослей Биологического института Ленинградского университета. Тр. Петергофск. биол. инст., 19. — В р о с к Т. D. (1972). The algae of very acid environment. J. Phycol., 8, suppl. — В р о с к Т. D., G. K. D a r l a n d. (1970). Limits of microbial existence: temperature and pH. Science, 169, 3951. — C a s s i n P. E. (1974). Isolation, growth, and physiology of acidophilic *Chlamydomonas*. J. Phycol., 10, 3. — E t t l H. (1965). Über systematische Probleme in der Gattung *Chlamydomonas*. Phycologia, 5, 1. — E t t l H. (1972). Die erste Protoplastenteilung im Verlauf der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Österr. bot. Zeitschr., 119, 4—5. — F o t t B. (1964). Notes on the taxonomy and morphology of some algae cultivated in the culture collection of algae at the Botany department of Charles University. Acta Univ. Carolinae, Biologica, 2. — F o t t B., A. J. M c C a r t h y. (1964). Three acidophilic volvocine flagellates in pure culture. J. Protozool., 11, 1. — P r i n g s h e i m E. G. (1930). Neue Chlamydomonadaceen, welche in Reinkultur gewonnen wurden. Arch. Protistenkunde, 69. — S a g e r R. (1955). Inheritance in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. Genetics, 40, 4.

Биологический институт ЛГУ.

Получено 7 II 1977.

УДК 547.979.7+547.979.8] 581.45 : 58 (477.75)

Г. В. Куликов, З. В. Иванцова

ДИНАМИКА ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ И ЛИСТОПАДНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В КРЫМУ

G. V. K U L I K O V, Z. V. I V A N T S O V A. DYNAMICS OF PIGMENTS
IN LEAVES OF EVERGREEN AND DECIDUOUS ARBOREOUS PLANTS
IN CRIMEA.

Дан сравнительный анализ содержания пигментов в листьях вечнозеленых и листопадных видов растений различного географического происхождения семейства маслиновых, интродуцированных в Крым. Обнаружены различия в содержании пигментов и сезонные изменения хлорофиллов и каротиноидов.

Вечнозеленые и листопадные древесные растения различаются в эволюционно-адаптивном отношении (Hallier, 1912; Тахтаджян, 1970). Особенности и состояние пигментной системы у вечнозеленых покрытосеменных изучены гораздо меньше, чем у листопадных и хвойных. Кроме того, содержание пигментов в листьях часто исследовали у неблизкородственных растений. Между тем еще В. Н. Любименко (1910) указывал, что независимо от количественных колебаний в содержании хлорофилла содержание этого пигмента следует рассматривать как признак наследственный, свойственный виду или роду в целом.

В связи с этим представляет интерес сравнительное изучение изменений в содержании пигментного состава в листьях растений с различной продолжительностью жизни листа в пределах одного и того же таксона (рода, семейства).

Материал и методика

В нашей работе (1973—1974 гг.) особенности пигментной системы изучались у 10 экологически и географически различных вечнозеленых и листопадных представителей сем. *Oleaceae*: *Jasminum fruticans* L. (листопадный кустарник, произрастает в Крыму, Предкавказье, Закавказье, в средней и южной Европе, северной Африке, Малой Азии), *J. nudiflorum* Lindl. (полувечнозеленый кустарник из северного Китая), *J. revolutum*

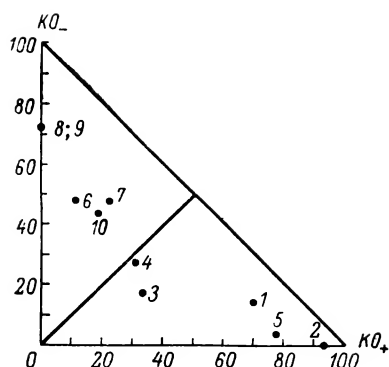


Рис. 1. Размещение точек в поле отличий 10 видов листопадных (1—5) и вечнозеленых (6—10) растений, полученное в результате сравнения коэффициентов отличий по положительным (KO_+) и отрицательным (KO_-) отношениям каждого вида со всеми остальными видами по совокупности признаков (хлорофиллы a , b , каротиноиды).

По оси ординат — коэффициент отличий по отрицательным отношениям, по оси абсцисс — коэффициент отличий по положительным отношениям.
1 — *Syringa vulgaris*, 2 — *Jasminum fruticans*, 3 — *Forsythia europaea*, 4 — *F. viridissima*, 5 — *Ligustrum vulgare*, 6 — *Jasminum nudiflorum*, 7 — *Osmanthus ilicifolius*, 8 — *O. fortunei*, 9 — *Ligustrum japonicum*, 10 — *Jasminum revolutum*.

Sims. (вечнозеленый кустарник, распространен в западных Гималаях до Кашмира), *Ligustrum vulgare* L. (листопадный, в теплые зимы полувечнозеленый кустарник, обитает в южной и средней Европе, в Крыму, на Кавказе, в северной Африке), *L. japonicum* Thunb. (вечнозеленый кустарник из Японии и южной Кореи), *Syringa vulgaris* L. (листопадный кустарник, широко распространен в юго-восточной Европе, особенно на Балканском п-ве и в Карпатах), *Forsythia europaea* Deg. et Bald. (листопадный кустарник из Албании), *F. viridissima* Lindl. (листопадный кустарник из центрального и восточного Китая), *Osmanthus ilicifolius* Mouill. (вечнозеленый кустарник или деревце из Японии и Тайваня), *Osmanthus fortunei* Carr. (вечнозеленый кустарник или деревце, предполагаемый гибрид между *O. fragrans* и *O. ilicifolius*).

При изучении сравнительного содержания пигментов в листьях мы использовали метод хроматографии на бумаге, предложенный Д. И. Сапожниковым с сотрудниками (Бажанова и др., 1964), а также учитывали методические указания О. В. Сахаровой (1969).

Для анализа листья среднего яруса годовичного побега брали в 9 час. в трех повторностях, в глубине и снаружи кроны древесных растений как с теневой, так и с освещенной сторон. В период взятия проб мы фиксировали фазы развития по общепринятой методике фенологических наблюдений. У вечнозеленых растений в течение года брали листья одной и той же генерации. Из листьев с помощью пробочного сверла делали 30—40 дисков-высечек, тщательно перемешивали их и брали навеску для анализа.

Пигменты извлекали смесью этилового спирта с безводным ацетоном (1 : 3) с добавлением двууглекислой соды. Пигменты разделяли на хроматографической бумаге Ленинградской фабрики №2 марки «М». Полученный элюат фотометрировался на ФЭК-М. Стандартные растворы с целью построения калибровочной кривой готовились из химически чистого азобензола для каротиноидов и раствора Гетри для хлорофиллов. Определение концентрации и расчет содержания пигментов на 1 мг/г сырого веса листьев проведены по формуле, приведенной в работе Сахаровой (1969).

При анализе различий в содержании пигментов листьев разных видов растений мы проводили сравнение абсолютных среднеарифметических величин с учетом доверительных интервалов, а также сравнивали их отношения в поле отличий в системе декартовых координат по С. Б. Стефанову (1974). На языке отношений различия между признаками выражаются так: + (если данный признак достоверно больше того, с которым его сравнивают), — (если он достоверно меньше), 0 (если достоверного различия нет). На осях координат (рис. 1) наносятся отношения сумм положительных или отрицательных отличий ко всей сумме возможных различий между видами по совокупности признаков (хлорофиллов a и b и каротиноидов), которые соответственно получили названия коэффициент отличий по положительным отношениям (KO_+) и коэффициент отличий по отрицательным отношениям (KO_-). В результате нанесения по ординате величины KO_- , а по абсциссе величины KO_+ каждого вида, мы находим положение его точки в поле отличий, характеризующей взаимоотношения

этого вида с остальными изученными. Так, например, положение точки *б* (рис. 1) для *Jasminum nudiflorum* выявилось из следующих расчетов. Сравнивалась достоверность различий между содержанием хлорофилла *а*, хлорофилла *б* и каротиноидов у данного вида и остальных девяти видов. При этом мы получили по всем трем признакам 3 положительных и 13 отрицательных достоверных различий (по каждому одноименному признаку) из суммы всех возможных отличий или «сумм отношений», которые в данном случае равны 27 (количество признаков × количество видов без одного). Тогда

$$KO_{+} = \frac{3}{27} \cdot 100\% = +10\%; KO_{-} = \frac{13}{27} \cdot 100\% = -48\%.$$

Конечно, могут быть и другие варианты, так как координатные оси поля отличий имеют величину, соответствующую 100%, т. е. наибольшему возможному числу положительных или отрицательных отличий. Точка, соответствующая определенному виду, например на ординате точка —100%, показывает, что все величины измеренных признаков этого вида меньше, чем величины одноименных признаков всех остальных видов. Чем ближе к началу координат на этой же оси находится точка, соответствующая определенному виду, тем большую долю составляют незначимые, нулевые отличия в его отношениях к остальным в данном эксперименте. Это же рассуждение применимо и к положительной оси.

Если точка вида ложится на биссектрису координатного пространства, это значит, что его положительные и отрицательные отличия сбалансированы. Чем ближе к биссектрисе лежит точка, тем более равномерно распределены положительные и отрицательные отличия данного вида от остальных, тем яснее его срединное положение в пространстве признаков и отношений. Точка вида, попавшая на гипотенузу, характеризует объект, который по всем признакам отличается от всех остальных (нет нулевых отличий), а расстояние его точки от биссектрисы свидетельствует о балансе положительных и отрицательных отличий.

Результаты и обсуждение

Содержание пигментов в листьях изученных вечнозеленых и листопадных растений сем. *Oleaceae* показаны в табл. 1 и на рис. 1—4.

ТАБЛИЦА 1

Максимальное и среднее содержание пигментов (в мг/г сыр. веса) в листьях листопадных и вечнозеленых видов сем. *Oleaceae*

Вид	Хлорофиллы				Каротиноиды		Сумма пигментов	
	<i>а</i>		<i>б</i>		максимальное	среднее	максимальная	средняя
	максимальное	среднее	максимальное	среднее				
Вечнозеленые								
<i>Jasminum nudiflorum</i>	0.56	0.33 ± 0.06	0.22	0.14 ± 0.02	0.28	0.16 ± 0.03	0.99	0.68 ± 0.07
<i>J. revolutum</i>	0.63	0.41 ± 0.05	0.38	0.16 ± 0.03	0.27	0.18 ± 0.03	1.24	0.76 ± 0.10
<i>Ligustrum japonicum</i>	0.37	0.28 ± 0.02	0.22	0.13 ± 0.02	0.19	0.12 ± 0.01	0.70	0.56 ± 0.05
<i>Osmanthus ilicifolius</i>	0.91	0.39 ± 0.03	0.38	0.16 ± 0.04	0.32	0.17 ± 0.03	1.61	0.75 ± 0.15
<i>O. × fortunei</i>	0.47	0.26 ± 0.04	0.19	0.11 ± 0.02	0.21	0.14 ± 0.02	0.85	0.56 ± 0.09
Листопадные								
<i>Jasminum fruticans</i>	1.28	0.96 ± 0.11	0.52	0.36 ± 0.06	0.71	0.40 ± 0.09	2.32	1.73 ± 0.17
<i>Ligustrum vulgare</i>	1.05	0.74 ± 0.07	0.48	0.29 ± 0.05	0.53	0.32 ± 0.05	1.90	1.42 ± 0.16
<i>Syringa vulgaris</i>	0.86	0.59 ± 0.14	0.47	0.27 ± 0.06	0.52	0.26 ± 0.05	1.89	1.18 ± 0.27
<i>Forsythia europaea</i>	0.70	0.34 ± 0.10	0.71	0.22 ± 0.10	0.50	0.23 ± 0.06	1.53	0.90 ± 0.20
<i>F. viridissima</i>	0.63	0.39 ± 0.10	0.36	0.19 ± 0.04	0.41	0.22 ± 0.06	1.24	0.87 ± 0.20

Нами отмечено, что вечнозеленые растения обладают более низкой способностью к накоплению пигментов в листьях. Л. М. Закман (1969) и А. М. Оллыкайнен (1969) также показали, что содержание хлорофиллов в хвое голосеменных значительно ниже, чем в листьях покрытосеменных древесных растений.

В порядке убывания среднего и максимального уровня содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях изученные растения распределились (слева направо и сверху вниз) следующим образом

Jasminum fruticans — *J. revolutum* — *J. nudiflorum*

Ligustrum vulgare — *L. japonicum*

Syringa vulgaris

Forsythia viridissima — *F. europaea*

Osmanthus ilicifolius — *O. fortunei*

Известно, что способность накапливать большое количество хлорофилла — наследственное свойство: тенелюбивые растения содержат больше хлорофилла, чем светолюбивые (Любименко, 1916). Однако при сравнении родственных видов (в пределах рода, семейства) с различной продолжительностью жизни листа выясняется, что их способность к накоплению пигментов в листьях зависит не столько от степени «светолюбия» растений, сколько от принадлежности (в данных условиях среды) к вечнозеленой или листопадной группе. Действительно, максимальный и средний уровни содержания пигментов в листьях листопадных видов, имеющих обширные ареалы (*Jasminum fruticans*, *Ligustrum vulgare*, *Syringa vulgaris*), гораздо выше, чем у видов с более узкими ареалами (вечнозеленые восточноазиатские виды *Osmanthus*, *Ligustrum japonicum*, *Jasminum revolutum*). Очевидно, низкое содержание пигментов в листьях изученных довольно теневыносливых вечнозеленых видов растений является их наследственным свойством, которое может усиливаться в новых условиях культуры. Так, у вечнозеленых растений теплого климата при перемещении на север с уменьшением количества тепла и интенсивности света содержание пигментов в листьях падает (Любименко, 1916), хотя интродуцированные листопадные систематически близкие виды (например форзиции) могут иметь сходный и довольно высокий уровень пигментов в листьях.

Данные о различиях содержания пигментов в листьях вечнозеленых и листопадных растений подтверждаются также системным анализом по С. Б. Стефанову. Так, на рис. 1 мы видим, что по совокупности всех сравниваемых признаков (зеленых пигментов и каротиноидов) изученные вечнозеленые виды оказались в отрицательной зоне поля отличий, тогда как листопадные — в положительной. Применение системного анализа оказалось также полезным для выявления высокого содержания пигментов у экологически наиболее устойчивых на Южном берегу Крыма листопадные кустарников, имеющих обширный ареал в Средиземноморье, средней и южной Европе (*Jasminum fruticans*, *Ligustrum vulgare*, *Syringa vulgaris*), в отличие от восточноазиатских вечнозеленых интродуцентов. Таким образом, можно считать достоверным фактом различия в содержании пигментов в листьях родственных видов, относящихся к вечнозеленым и листопадным растениям. Однако если сравнивать не абсолютные значения содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях, а их отношения к сумме всех пигментов, то существенные и статистически достоверные различия в этих двух группах растений не обнаруживаются (табл. 2). Это связано, очевидно, с принадлежностью изученных видов к одному семейству, представители которого сохраняют генетическое постоянство соотношений пигментного состава на фоне определенной сезонной изменчивости, а именно: содержание хлорофилла *a* колеблется от 44.9 ± 5.7 до $56.1 \pm 3.0\%$, хлорофилла *b* — от 20.9 ± 1.9 до $24.4 \pm 2.5\%$ и каротиноидов — от 22.6 ± 1.8 до $31.8 \pm 4.9\%$. Отношение хлорофилла *a*.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение хлорофиллов и каротиноидов (в процентах к сумме пигментов) в листьях вечнозеленых и листопадных видов сем. *Oleaceae**

Вид	Хлорофиллы						$\frac{a}{b}$	Каротиноиды (K)			$\frac{a+b}{K}$
	a			b				мини- мальное	макси- мальное	среднее	
	мини- мальное	макси- мальное	среднее	мини- мальное	макси- мальное	среднее					
Вечнозеленые	33	60	50.3±3.6 (15)	13	35	22.3±2.4 (24)	2.5±0.4 (33)	15	38	25.1±2.5 (22)	3.2±0.5 (30)
	43	62	54.6±2.3 (9)	13	31	20.9±1.9 (20)	2.7±0.3 (21)	17	32	24.3±3.0 (26)	3.3±0.4 (28)
	43	61	53.8±1.8 (8)	11	32	23.5±1.9 (20)	2.4±0.4 (35)	16	32	22.6±1.8 (19)	3.6±0.4 (25)
	47	63	53.7±2.0 (9)	10	31	22.7±2.2 (24)	2.5±0.4 (33)	17	42	24.0±1.5 (16)	3.4±0.4 (26)
	43	60	50.2±2.5 (12)	12	35	21.3±2.2 (25)	2.4±0.2 (23)	17	44	27.3±2.2 (19)	2.7±0.4 (31)
Листопадные	46	68	56.1±3.0 (10)	12	27	21.0±2.2 (20)	2.9±0.4 (27)	14	34	22.9±3.3 (27)	3.7±0.7 (35)
	49	70	55.5±2.7 (11)	9	27	21.2±2.3 (31)	2.8±0.5 (37)	11	35	23.8±3.0 (30)	3.7±0.8 (47)
	39	67	52.3±4.5 (15)	17	30	24.4±2.5 (18)	2.2±0.3 (26)	15	32	23.8±3.3 (26)	3.1±0.8 (41)
	34	61	44.9±5.7 (20)	14	36	23.2±3.0 (22)	2.0±0.5 (38)	16	43	31.8±4.9 (26)	2.4±0.6 (45)
	38	67	50.5±7.7 (17)	15	38	22.3±2.1 (15)	2.3±0.6 (46)	16	35	27.2±3.9 (23)	2.9±0.6 (34)

* В скобках — коэффициент варьирования (в %).

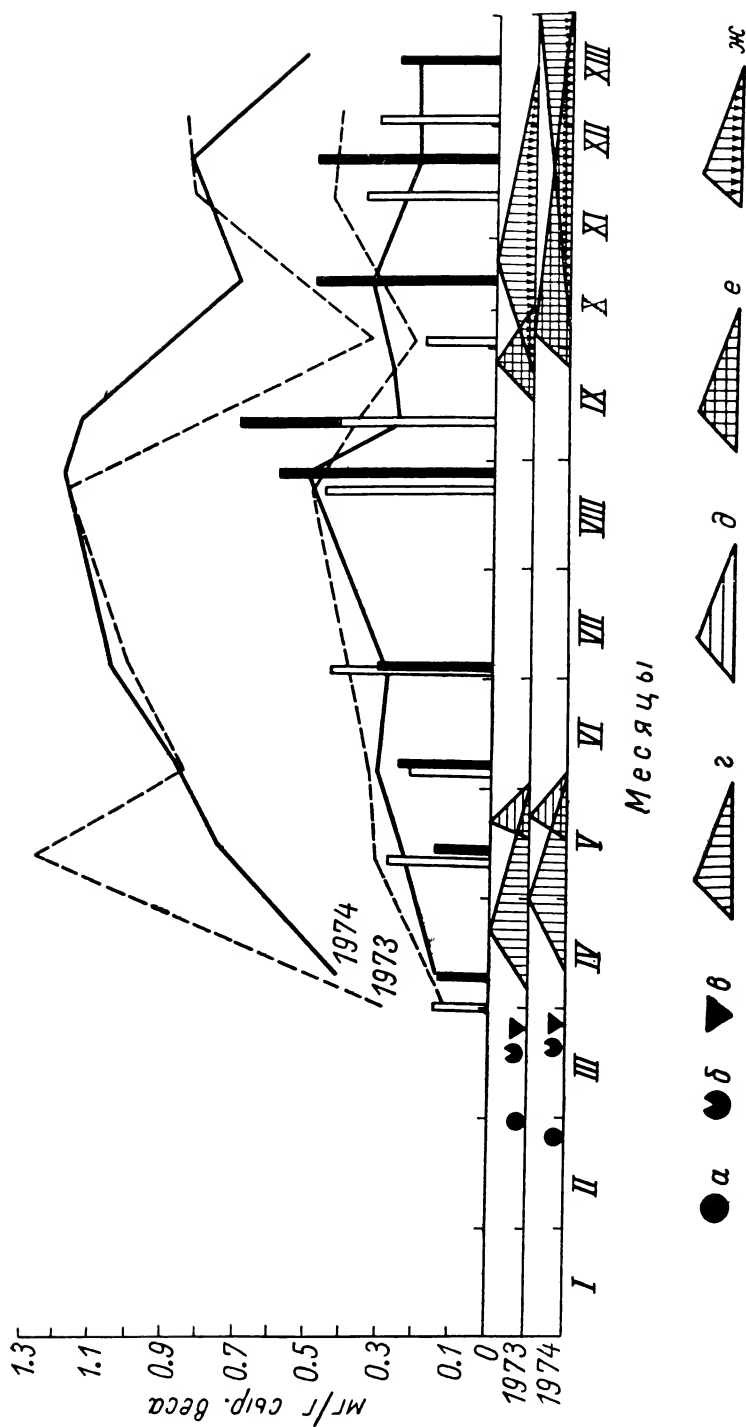


Рис. 2. Сезонные изменения содержания пигментов в листьях у *Jasmium fruticans*.

По оси ординат — содержание хлорофиллов и каротиноидов (белый прямоугольник — содержание каротиноидов в 1973 г., черный — в 1974 г.); по оси абсцисс — феноспектры; а — набухание почек, б — раскрытие почек, в — начало разворачивания листа из почки, г — период распускания листьев (вершина треугольника означает массовое распускание, а другие углы — начало и конец распускания), д — период цветения (начало, массовое, конец), е — период расцветания (начало, массовое, конец), ж — период листопада (начало, массовый, конец).

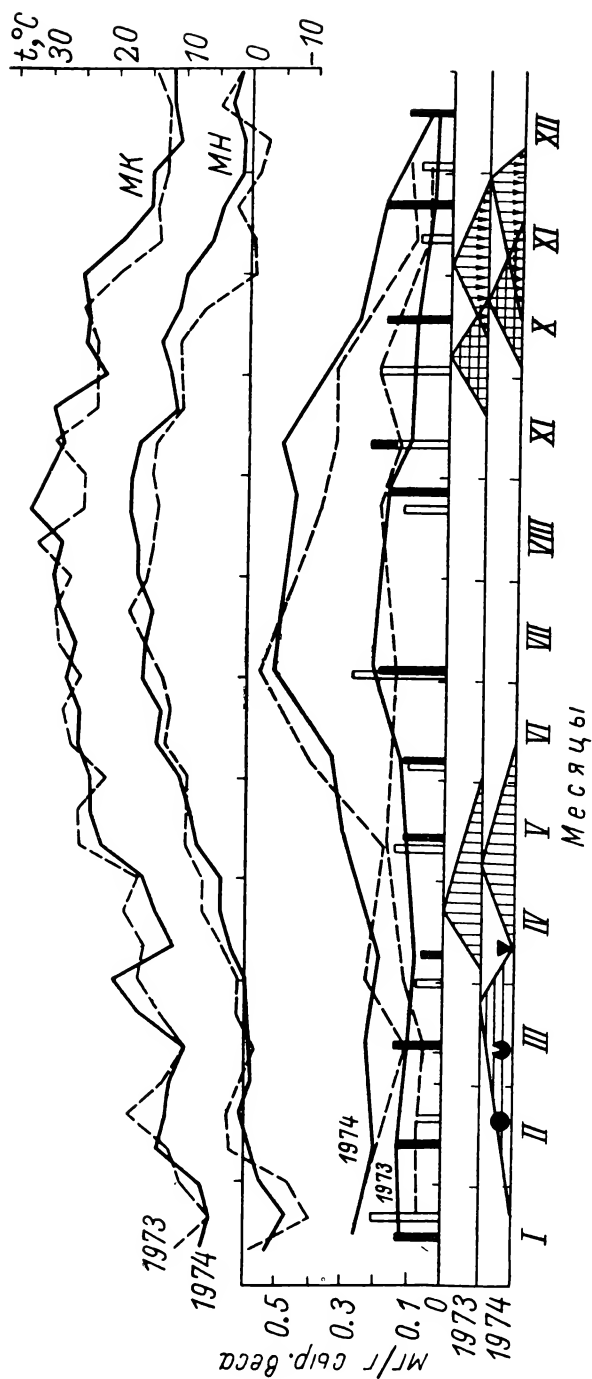


Рис. 3. Сезонные изменения содержания пигментов в листьях *Jasminum nudiflorum*.
 На верхней координатной системе — годичные изменения максимальных (МК) и минимальных (МН) декадных величин температуры воздуха в 1973—1974 гг.
 Обозначения те же, что и на рис. 2.

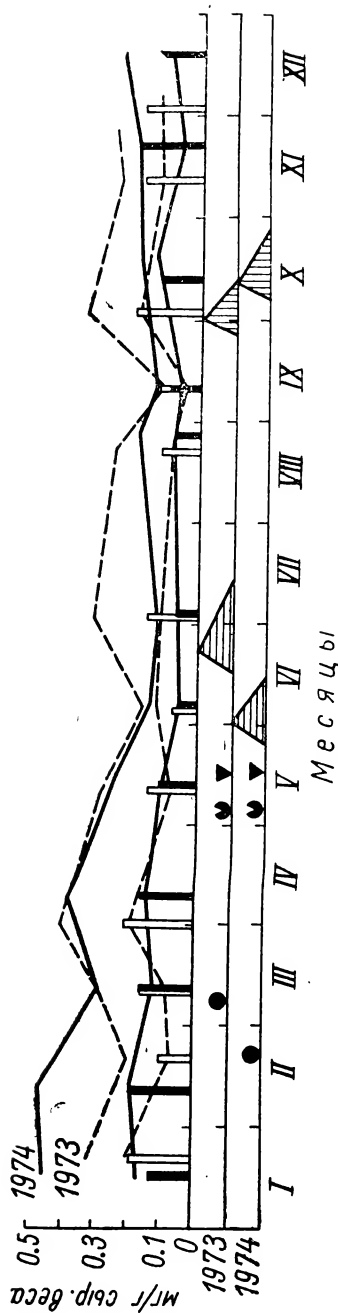


Рис. 4. Сезонные изменения содержания пигментов в листьях у *Osmanthus fortunei*.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

к хлорофиллу *b* изменяется в пределах 2.0 ± 0.6 — 2.9 ± 0.4 , а отношение хлорофиллов к каротиноидам — от 2.4 ± 0.6 до 3.7 ± 0.8 . Изменчивость содержания хлорофилла *a* в течение года у всех изученных видов меньше, чем хлорофилла *b* и каротиноидов. Более медленный процесс старения листа у вечнозеленых растений по сравнению с листопадными определяет меньшую изменчивость соотношений их пигментного состава (табл. 2).

В сезонных изменениях содержания пигментов вечнозеленых и листопадных растений можно отметить характерные черты, связанные с возрастными изменениями листьев, интенсивностью солнечной радиации и температурой воздуха, а также с феноритмами изученных растений (рис. 2—4). Сезонные изменения содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях листопадных видов характеризуются более или менее выраженной одновершинной кривой: минимум содержания хлорофиллов *a* и *b* весной, в период разворачивания листьев, и осенью во время листопада. Летом после завершения роста листьев наблюдается максимальное скоррелированное накопление хлорофиллов и каротиноидов у вечнозеленых и особенно у листопадных растений (рис. 2—4). Напряженные летние (июнь—август) радиационный и температурный режимы в Никитском ботаническом саду (Важов, Фурса, 1969) в наибольшей степени совпадают с максимальным содержанием хлорофиллов (особенно хлорофилла *a*) в листьях листопадных и некоторых полувечнозеленых видов (рис. 3). Однако метеорологические факторы среды слабее влияют на сезонную изменчивость содержания пигментов в листьях вечнозеленых восточноазиатских растений (рис. 4). Для них, кроме летних подъемов в содержании пигментов, характерны осенне-

зимние максимумы, связанные, очевидно, со значительной продолжительностью периода старения клеток мезофилла листа, когда могут происходить смены тилакоидов в ходе развития хлоропластов и сезонные изменения величины их гран (Гамалей, 1975). Разнообразные изменения светового режима за время существования многолетних листьев вечнозеленых растений являются экологическим фактором, возможно, также влияющим на ритмику накопления пигментов в хлоропластах.

А. М. Оллыккайнен (1969) обнаружил, что старение тканей листа вечнозеленых растений (включая хвойные) тесно связано с максимальным содержанием каротиноидов зимой. По нашим наблюдениям, как у вечнозеленых, так и у листопадных растений количество каротиноидов в листьях, достигнув максимума одновременно с хлорофиллами летом, остается почти неизменным осенью (у листопадных растений до листопада) и зимой

(у вечнозеленых); это согласуется с различиями во времени наступления деструктивных изменений тилакоидной системы хлоропластов у вечнозеленых и листопадных растений, когда в результате разрушения мембран тилакоидов освобождающиеся каротиноиды аккумулируются в пластоглобулах (Lichtenthaler, 1969), объем которых является достоверным показателем возраста хлоропласта, клетки и листа (Гамалей, 1975).

Если сравнивать не абсолютное количество хлорофиллов и каротиноидов в листьях в течение года, а их отношения (табл. 2, рис. 2—4), то обнаруживаются некоторые различия сезонных изменений пигментной системы вечнозеленых и листопадных видов. У листопадных растений к осени содержание хлорофилла *a* уменьшается за счет интенсивного накопления хлорофилла *b*, тогда как у вечнозеленых содержание хлорофилла *a* в однолетних листьях все время выше, чем хлорофилла *b*. В зимний период соотношения хлорофиллов *a* и *b*, а также хлорофиллов и каротиноидов существенно не изменяются.

Известна связь накопления пигментов, в особенности каротиноидов, с генеративным развитием растений (Гюббенет, 1951; Аксенова и др., 1973). Цветение часто стимулирует увеличение содержания пигментов в листьях растений. По нашим данным, для листопадных видов (рис. 2) это положение справедливо в большей степени, чем для вечнозеленых (рис. 4).

Итак, вечнозеленые и листопадные древесные виды в пределах сем. *Oleaceae* и отдельных родов (*Jasminum*, *Ligustrum*, *Osmanthus*) различаются как по способности к накоплению пигментов в листьях, так и по сезонным изменениям пигментного состава. Листопадные виды по сравнению с вечнозелеными имеют повышенное содержание зеленых пигментов и каротиноидов (табл. 1 и рис. 1).

Разная продолжительность жизни листа вечнозеленых и листопадных растений в основном определяет различия в сезонной ритмике накопления пигментов в листьях. Накопление зеленых пигментов и каротиноидов в листьях листопадных растений характеризуется одновершинной кривой: минимум их содержания — весной и осенью (перед листопадом), максимум — летом, в период окончания роста листа и начала напряженного радиационного и температурного режимов в Крыму.

Менее определенные сезонные флуктуации содержания пигментов (многовершинная кривая) в листьях свойственны вечнозеленым растениям, для которых характерны не только летние максимумы, но и осенне-зимние, что прежде всего связано со структурными и функциональными особенностями многолетних листьев, например со сменой тилакоидов в ходе развития хлоропластов (Гамалей, 1975), с зимней фотосинтетической активностью этих растений (Куликов и др., 1974), а также с изменениями фотопериодических условий у интродуцированных видов. Отмечено, что у некоторых листопадных древесных растений, интродуцированных в районы с длинным днем (из Алма-Аты в Хибины), увеличивается продолжительность жизни листьев (осенью листья не сбрасываются) и вследствие этого снижение содержания пигментов осенью у них выражено менее четко (Закман, 1969).

Относительное увеличение содержания каротиноидов зимой в однолетних листьях у вечнозеленых растений может быть связано не только с возрастными изменениями хлоропластов и разрушением их тилакоидной системы, но и с деструкцией зеленых пигментов под влиянием стрессовых природных факторов (например, воздействие низких температур) и с аккумуляцией каротиноидов в пластоглобулах хлоропластов. Возможно, что каротиноиды в этих случаях выполняют защитные функции, способствуя перенесению растениями субтропического происхождения неблагоприятных температурных условий, повышая их зимостойкость. В связи с этим интересно отметить, что у относительно зимостойких на Южном берегу Крыма вечнозеленых лиственных и хвойных деревьев и кустарников (виды *Cotoneaster*, *Cryptomeria japonica elegans*, *Hedera*, *Ligustrum*, *Lonicera*

pileata, *Mahonia*, *Stranvaesia davidiana*, *Thuja* и др.) при понижении температуры воздуха постоянно наблюдаются изменения пигментации их листового аппарата.

Несмотря на изменение содержания пигментов в листьях в течение года, изученные вечнозеленые и листопадные виды *Oleaceae* сохраняют определенные соотношения в составе пигментов; однако у листопадных растений по сравнению с вечнозелеными он обнаруживает большую сезонную изменчивость. Возможно, что повышенное содержание пигментов и их большая изменчивость в листьях листопадных растений (по сравнению с более древними вечнозелеными) определяет в какой-то мере их повышенную экологическую пластичность, позволяя приспосабливаться к крайним условиям существования.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксенова Н. П., Т. В. Баврина, Т. Н. Константинова. (1973). Цветение и его фотопериодическая регуляция. — Бажанова Н. В., Т. Г. Маслова, И. А. Попова, О. Ф. Попова, Д. И. Сапожников, З. М. Эйдельман. (1964). Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследований. — Вазов В. И., В. П. Фурса. (1969). Радиационный режим в районе Никитского ботанического сада. Бюлл. Никитск. бот. сада, 1, 8. — Гамалей Ю. В. (1975). Продолжительность жизни хлоропластов в клетках мезофилла листопадных и вечнозеленых растений. Цитология, 17, 11. — Гюббенет Е. Р. (1951). Растение и хлорофилл. — Закаман Л. М. (1969). Сезонные изменения содержания пигментов пластид в листьях некоторых местных и интродуцированных растений за полярным кругом. Бот. ж., 54, 8. — Куликов Г. В., З. П. Ярославцева, Н. Г. Чемарин. (1974). О зимнем фотосинтезе у вечнозеленых лиственных древесных растений в Крыму. Бюлл. Никитск. бот. сада, 3, 25. — Любименко В. Н. (1910). Содержание хлорофилла в хлорофилльном зерне и энергия фотосинтеза. Тр. СПб. общ. естествоисп., 3, 41, 1—2. — Любименко В. Н. (1916). О превращениях пигментов пластид в живой ткани растений. Зап. Акад. наук, 32, 12. — Оллыкяйнен А. М. (1969). О динамике пигментов пластид в листьях некоторых древесных растений в Карелии. Лесоведение, 2. — Сахарова О. В. (1969). Определение пигментов в пластидах зеленых растений. В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л. — Стефанов С. Б. (1974). Измерения морфофункционального единства (методы и некоторые результаты). — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Hallier H. (1912). L'origine et la systeme phylétique des Angiosperms exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Arch. Néerl., 11, B. (Sci. Nat.), 1. — Lichenthaler H. K. (1969). Localization and functional concentrations of lipoquinones in chloroplasts. Progress in photosynthesis research, 1, 3.

Государственный
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 31 I 1976.

УДК 576.3+581.3] 582.734 (234.421.1)

В. Ю. Мандрик, Е. А. Ментковская

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *POTENTILLA ERECTA* (L.) HAMPE (*ROSACEAE*) В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ (МИКРОСПОРОГЕНЕЗ. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СЕМЯПОЧКИ И РАЗВИТИЕ ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА)

V. Yu. MANDRIK, E. A. MENTKOVSKAYA. CYTOEMBRYOLOGICAL
STUDY OF SOME POPULATIONS OF *POTENTILLA ERECTA* (L.)
HAMPE (*ROSACEAE*) IN UKRAINIAN CARPATHIANS. (MICROSPOROGENESIS.
DIFFERENTIATION OF SEEDBUD AND DEVELOPMENT OF FEMALE
GAMETOPHYTE)

Проведено цитоэмбриологическое исследование семи популяций *Potentilla erecta* (L.) Hampe. Изучен микроспорогенез. В мейозе обнаружены аномалии, которые приводят к образованию полиад, состоящих из микроспор с несбалансированным набором

хромосом. Возникает большое количество стерильной пыльцы. Популяции различаются по степени фертильности пыльцы. Женский археспорий многоклеточный. У половых биотипов гаплоидные зародышевые мешки развиваются из халазальной макроспоры по Polygonum-типу. У апомиктических биотипов обнаружена дегенерация диплоспор. Нередуцированные зародышевые мешки развиваются из клеток вторичного археспория. Для *P. erecta* характерна генеративная апоспория. В исследованных популяциях наблюдается значительная вариабельность эуспории и генеративной апоспории. Соматическая апоспория нами не обнаружена.

Род *Potentilla* L. — один из наиболее обширных в сем. *Rosaceae*. В его составе около 300 видов, преимущественно травянистых многолетников или полукустарников; во флоре СССР известно свыше 180 видов. Виды лапчатки характеризуются значительным полиморфизмом и полиплоидией. Репродукция у них обычно связана с перекрестным опылением и половым процессом. Кроме того, лапчаткам свойствен апомиксис и они служат его классическим примером. Еще Мюнтцинг (Müntzing, 1928) путем скрещивания *Potentilla tabernaemontani* Aschers., *P. argentea* L. и *P. collina* Wibel впервые экспериментально доказал наличие в этом роде псевдогамии. Последний вид был взят в качестве материнского растения. Позже было установлено (А. Müntzing, G. Müntzing, 1941), что в некоторых случаях у *P. tabernaemontani* и *P. argentea* псевдогамия не является облигатной, а половое происхождение зародыша подтверждено тем, что у гибридов были обнаружены признаки растения-опылителя.

Цитозембриологические исследования пента-, гекса- и октаплоидных альпийских популяций *P. argentea*, *P. verna* L. и других видов были проведены Рутисхаузером (Rutishauser, 1939, 1943а, б, 1945, 1946, 1947, 1948, 1949). Анализ его работ свидетельствует, что для рода *Potentilla* характерны как половой процесс, так и апомиксис, связанный с псевдогамией. В частности, швейцарские популяции *P. tabernaemontani*, *P. canescens* Bess. и *P. arenaria* Borckh. (Rutishauser, 1943а, 1946, 1949) характеризуются доминированием полового процесса над апомиксисом.

Гексаплоидные североευропейские (скандинавские) популяции *P. crantzii* Beck. и *P. argentea* изучали Хакансон (Hakanesson, 1946) и Мюнтцинг (Müntzing, 1958а, б, в). Их работами были подтверждены сведения о вариабельности процесса размножения у видов *Potentilla*. Псевдогамия у них не является облигатной, и половой процесс в той или иной степени обнаруживается даже у тех видов, которые произрастают в одинаковых экологических условиях.

Исследования некоторых тетраплоидных видов *P. arenaria* и *P. crantzii*, проведенные Скалинской и Чапик (Skalinska, Czapiк, 1958; Czapiк, 1961а, б, 1962а, б), показали, что центральноевропейские виды *Potentilla* являются амфимиктами. Результаты скрещиваний подтверждают половую природу полученных гибридов.

Данные Т. П. Сорокиной (1974) о морфологии и цитологии гибридов, полученных от скрещивания различных видов *Potentilla*, в том числе и *P. erecta* ($2n=28$) и *P. recta* ($2n=35$), свидетельствуют о преобладании у них апомиктического способа размножения, так как большинство растений в F_1 идентично с исходными, материнскими растениями как по внешне-морфологическим признакам, так и по числу хромосом в соматических клетках. Но в результате таких скрещиваний в F_1 возникают и гибридные растения, в связи с чем автор пришел к выводу о факультативном характере апомиксиса. Таким образом, наряду с нормальным половым процессом лапчаткам свойствен и апомиксис.

Литературные данные показывают, что степень проявления апомиксиса в пределах рода или даже вида варьирует: наблюдаются все переходы от четкого доминирования к исключительному преобладанию полового процесса.

Работы генетического направления дополнялись цитозембриологическими исследованиями. У *P. silvestris* Necker (= *P. erecta* (L.) Hampe)

первый случай апоспории был описан Форенбахером (Forenbacher, 1914). Наличие диплоспории (=анеуспории) у *P. hirta* Ledeb. обнаружил Шимотомай (Shimotomai, 1935). Позже (Rutishauser, 1939, 1943a) была описана апоспория у *P. canescens*, *P. argentea* и других видов, а у *P. verna* найдены особи как апоспорические, так и диплоспорические.

Цитоэмбриология *P. erecta* исследована мало. В частности, карпатские популяции рода *Potentilla*, в том числе и *P. erecta*, в этом отношении не изучены. Мы не нашли литературных сведений по этому вопросу.

В условиях Украинских Карпат *P. erecta* представлена множеством локальных популяций, что связано с различными условиями произрастания, определяемыми вертикальной зональностью и природными изоляционными барьерами, создаваемыми рельефом горной местности.

Изучение природных популяций *P. erecta* в цитоэмбриологическом аспекте важно, в частности, в связи со все более интенсивной эксплуатацией этого ценного в лекарственном отношении растения.

Исследование современного состояния популяций в отношении способов их репродукции необходимо для использования растений, размножающихся как половым способом, так и апомиктическим и обладающих ценными особенностями для генетико-селекционных работ. Последние связаны с отбором родительских форм для внутривидового и межвидового скрещиваний. В данном случае существенное значение имеют способ размножения и характер репродукции, преобладающие в той или иной популяции.

Размножение *P. erecta* связано с перекрестным опылением. Популяции растений-перекрестников гетерозиготны, наследственно лабильны, изменяются даже при незначительных колебаниях условий. Это создает возможность, используя искусственный отбор, быстро изменять их в селекционных целях.

Материал и методика

Материал для исследования был собран в семи естественных популяциях с учетом условий их произрастания — высоты над уровнем моря, почвенно-климатических и фитоценологических факторов среды. Урочище Скалка — 140 м над ур. м.; гора Плишка — 800 м; гора Анталовецкая Поляна — 960 м; гора Яворник — 1000 м; полонина Ровная — 1300 м; урочища Костеривка — 700 м и Борканец — 750 м. Популяции изолированы друг от друга значительными расстояниями и горными барьерами.

Пробы для исследования брались от закладки бутонов до начала цветения. Темпоральная фиксация материала проводилась в смеси Карнуа и Навашина. Микротомные срезы толщиной 3—10 мкм окрашивались по Фельгену с подкраской цитоплазмы светлым зеленым. Определение количества дегенерирующей пыльцы проводилось у 15 растений в каждой популяции. Для этого в одном из гнезд пыльника подсчитывалось число дегенерирующих пыльцевых зерен и определялось их отношение к общему числу (принятому за 100%). На основании полученных данных устанавливались средние значения процентного содержания стерильных и фертильных пыльцевых зерен в каждой популяции. Соотношение эуспории и апоспории определялось у 15 семязачек (по одной семязачке от каждого растения) в фазе бутонизации, когда происхождение одно- и двухъядерных зародышевых мешков можно определить достаточно точно. Развиваются они из макроспор тетрады или непосредственно путем митотического деления из клеток вторичного археспория. При подсчете процента эуспорических зародышевых мешков сумма всех зародышевых мешков различной природы на всех стадиях развития принималась за 100%, а количество гаплоидных, развившихся из макроспор, использовали для установления их процентной доли по отношению к апоспорическим.

Результаты исследований

В цветке *P. erecta* закладывается около 20—25 тычинок. Гистогенез стенки пыльника происходит в центробежной последовательности. Тапетум с наружной стороны гнезда пыльника является производным париетального слоя его стенки, а с внутренней он дифференцируется из меристематических клеток зоны связника. Сформированная стенка пыльника состоит из 5 слоев клеток: эпидермы, эндотеция, двух средних слоев и тапетума.

Образование микроспор протекает по симультанному типу.

Полиплоидный секреторный тапетум достигает максимального развития к началу второго деления мейоза. Дегенерация его происходит в период прорастания микроспор и образования двуклеточных пыльцевых зерен. В этот период зародышевые мешки в семязпочках находятся на одно- и четырехъядерных стадиях развития.

В большинстве популяций мейоз в процессе микроспорогенеза проходит без существенных отклонений от нормы, но в популяциях в урочище Скалка и на горе Анталовецкая Поляна мейоз сопровождался образованием унивалентов и даже тетравалентов в профазе I и неравномерным расхождением хромосом в анафазе I. Подобное явление было отмечено Смитом (Smith, 1963б) у других видов *Potentilla*.

По данным Чапик (Czapik, 1961a), у *P. alba* L. в процессе микроспорогенеза наблюдалось образование гексад.

Наши исследования показали, что у тетраплоидной *P. erecta* в популяциях, где доминирует половой процесс и реже встречается факультативный апомиксис, развивается преимущественно нормальная, фертильная пыльца. Однако определенное количество дегенерированной пыльцы, от 10 до 70%, бывает во всех популяциях. Больше всего фертильных пыльцевых зерен (85—90%) у *P. erecta* из популяции на горе Яворник и в урочище Борканец (75—80%), где количество дегенерирующей пыльцы не превышает 25%. В урочищах Костеривка и Скалка фертильность пыльцы колеблется в пределах 60—70%. Чуть ниже фертильность пыльцевых зерен на полонине Ровной (около 60%). Довольно высока дегенерация пыльцы на горе Плишка (свыше 50%). Дегенерация пыльцы достигает максимума в популяции на Анталовецкой Поляне, где она равна 70%.

В популяциях урочища Скалка, горы Плишка и особенно Анталовецкой Поляны в процессе микроспорогенеза нередко образуются полиады, а позже из них формируются гигантские и карликовые пыльцевые зерна (рис. 1). Такая пыльца нежизнеспособна. В этих популяциях встречаются аномалии, проявляющиеся и на более ранних стадиях развития мужской генеративной сферы, а именно: дегенерация микроспороцитов, тетрад и полиад. Если микроспоры дегенерируют на стадии тетрад или непосредственно после их расхождения, то эндотеций, как правило, не дифференцируется, а тапетум не подвергается дегенерации. Микроспоры при этом съеживаются, ядра их становятся фельген-отрицательными.

Исследование развития семязпочек проводилось у всех семи популяций, начиная с ранних этапов дифференциации археспория до полного развития женского гаметофита, чтобы установить происхождение зародышевых мешков (гаплоидного — из макроспоры или диплоидного — апомиктического).

В апокарпном гинецее обычно имеется от 4 до 10 завязей на цветок. Каждая завязь содержит одну, реже две одинаково развитых семязпочки. Вначале развития семязпочка прямая. Одновременно с дифференциацией многоклеточного археспория в нуцеллусе образуется валик единственного у *Potentilla* интегумента; он обрастает нуцеллус. По мере развития семязпочка изгибается и к моменту образования зародышевого мешка становится анатропной.

Дифференцированная семязпочка красинуцеллятная, однопокровная, нуцеллус с многоклеточным археспорием и двумя слоями кроющих клеток.

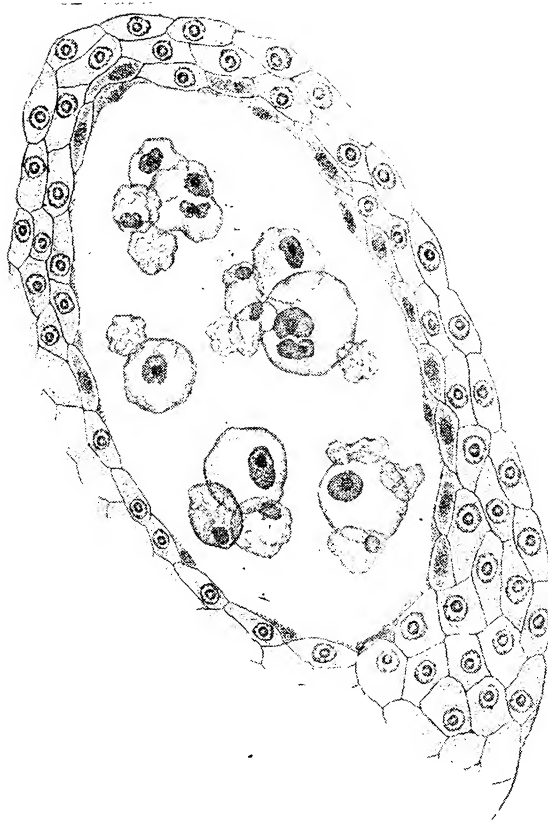


Рис. 1. Дегенерация пыльцы у *Potentilla erecta*.
Аномальные пыльцевые зерна.

Согласно классификации женского археспория по В. А. Поддубной-Арнольди (1964), такой археспорий следует отнести к первому типу.

Еще Шнарф (Schnarf, 1929) отметил примитивный характер типичного для сем. *Rosaceae* многоклеточного археспория. И. Д. Романов (1954) многоклеточный археспорий у покрытосеменных также считает примитивным признаком.

В субэпидермальном слое нуцеллуса *P. erecta* дифференцируется пять, изредка 6—7 первичных археспориальных клеток. Центральные первичные археспориальные клетки крупнее окружающих их латеральных. В результате периклиналильных делений клеток археспория I образуются 2 слоя: верхний из кроющих клеток и нижний — вторичный археспориальный. Кроющие клетки делятся и в итоге образуются 2 слоя. Одновременно серию периклиналильных делений претерпевает эпидерма, образуя нуцеллярный колпачок, который типичен для большинства *Rosaceae* (Schnarf, 1929). Нуцеллярный колпачок формируется очень быстро и к моменту развития зародышевого мешка имеет 8—10 слоев клеток.

Уже в самом начале внутренней дифференциации семязпочки клетки археспория II отличаются от соматических клеток нуцеллуса крупными размерами и окраской цитоплазмы. Вторичные археспориальные клетки не всегда непосредственно становятся макроспороцитами (мейоцитами). Они могут претерпевать митотические деления, образуя дочерние клетки, способствуя увеличению количества клеток археспория II. Чаше всего такие митотические деления совершают ядра четырех-пяти центральных вторичных археспориальных клеток, и археспорий II в центральной части нуцеллуса становится двухслойным. Примечательно, что у лапчаток, в том

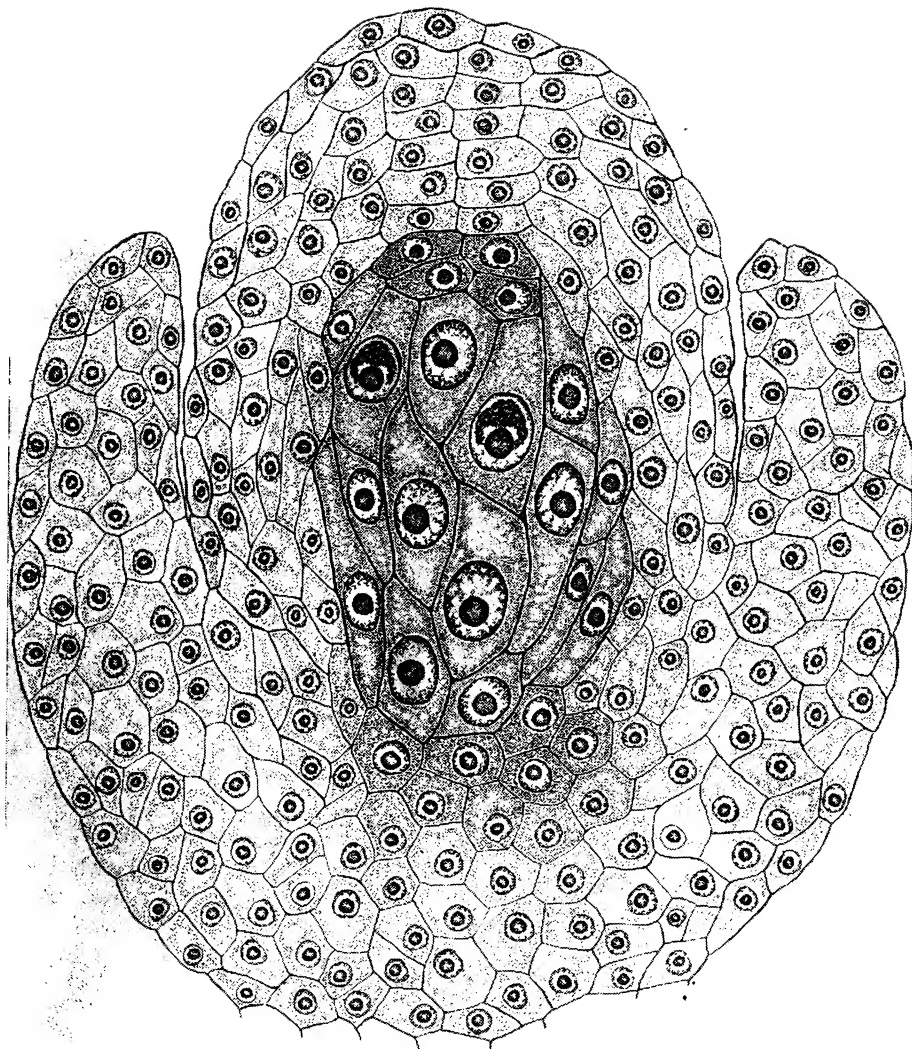


Рис. 2. Многоклеточный археспорий у *Potentilla erecta*.
Материнские клетки макроспор (макроспороциты, синапсис).

числе у *P. erecta*, дочерние клетки, возникающие из центральных клеток археспория II, могут повторно митотически делиться и образовывать 3—4 слоя новых дочерних клеток — производных вторичного археспория. Латеральные клетки археспория I делятся очень редко и часто даже не отчленяют кроющих клеток. Если же они и претерпевают митотические деления, то образуют одинаковые по величине клетки, которые далее не делятся и не становятся мейоцитами.

Одновременно с описанными выше процессами дифференциации семязачки клетки нуцеллуса, которые вначале находились под субэпидермальным слоем, т. е. под первичными археспориальными клетками, вследствие отмеченных выше делений оказываются смещенными в халазальную зону семязачки. Такие клетки нуцеллуса, очевидно, сохраняют меристематический характер. Иногда некоторые из них, расположенные ближе к клеткам археспория II, увеличиваются, но в их ядрах не наблюдается типичных признаков профазы митоза. У половых биотипов из семивосьми клеток археспория II чаще всего две-три становятся мейоцитами, вступая в профазу первого деления мейоза (рис. 2).

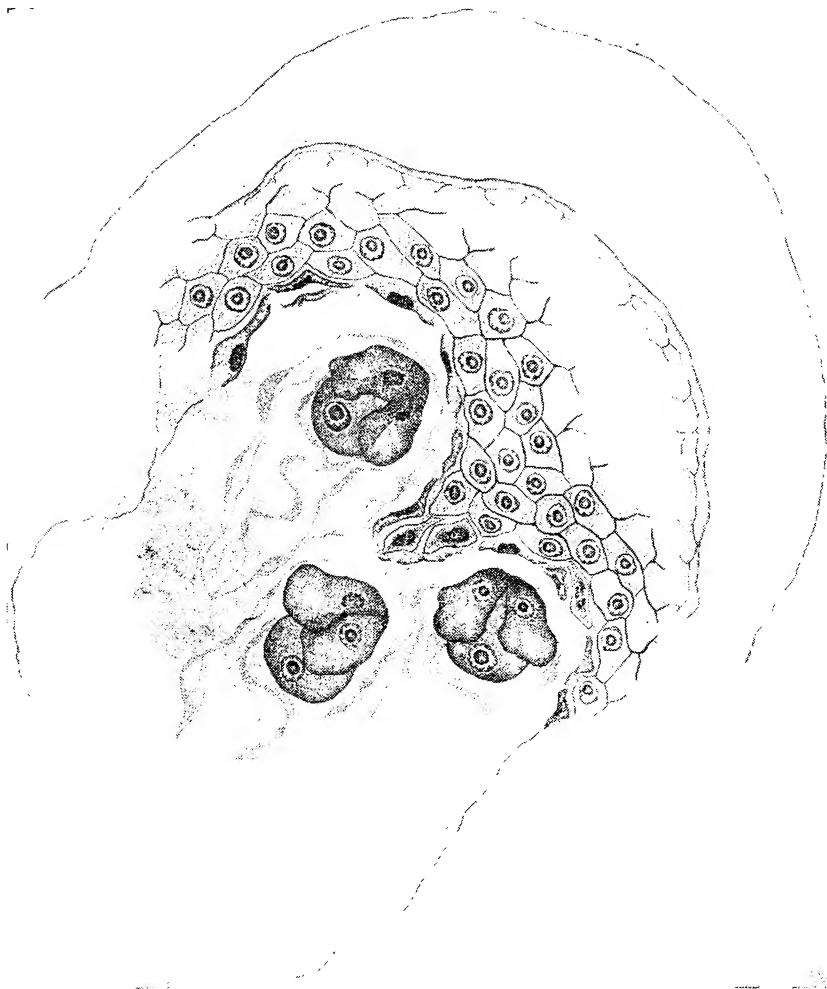


Рис. 3. Яйцевые аппараты трех зародышевых мешков в пределах одной семязпочки у *Potentilla erecta*.

В результате второго деления мейоза образуется линейная, реже Т-образная тетрада макроспор, из которых халазальная становится материнской клеткой зародышевого мешка, а 3 верхних дегенерируют. Реже формируются 2—3 тетрады.

Развитие зародышевого мешка протекает по нормальному Polygonum-типу. Зрелый зародышевый мешок удлинённый. Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух удлинённых синергид, одна из которых и после оплодотворения длительное время сохраняет жизнеспособность. Антиподы имеют меньшие размеры, чем элементы яйцевого аппарата. Они эфемерны, но в состоянии деструкции встречаются даже в период развития эндосперма и зародыша. Крупная центральная клетка содержит сильно вакуолизированную цитоплазму. Полярные ядра перед оплодотворением находятся почти на равном расстоянии от яйцевого аппарата и от антипод и контактируют друг с другом.

У половых биотипов полярные ядра непосредственно перед оплодотворением сливаются, образуя центральное ядро. С началом дифференциации зародышевого мешка некоторые клетки археспориального комплекса определяют время сохраняют жизнеспособность, однако впоследствии дегенерируют. Подобное явление отметил Смит (Smith, 1963a) для некоторых других видов *Potentilla* и Солнцева (1965) для *Fragaria* L.

В одной семязпочке, как правило, полностью дифференцируется только один зародышевый мешок. Однако нами наблюдались случаи развития нескольких зародышевых мешков, чаще всего трех, достигших полной зрелости и без признаков дегенерации яйцеклеток (рис. 3). Их расположение и степень дифференциации, очевидно, свидетельствуют о почти синхронном развитии.

Вероятно, у половых биотипов *P. erecta*, у которых чаще всего мейоцитами становятся 2—3 клетки археспория II, зародышевые мешки развиваются из макроспор двух-трех сформировавшихся тетрад. Следовательно, у половых биотипов такие зародышевые мешки могут быть гаплоидными (так как мейоз может осуществляться в двух-трех мейоцитах).

Возможность развития зародышевых мешков из макроспор разных тетрад установила для земляники Солнцева (1965).

Как известно, в многоклеточном археспории могут образоваться зародышевые мешки анеуспорические или апоспорические в результате апомиксиса.

Обсуждение

Прежде чем перейти к анализу наших данных об апомиксисе *Potentilla*, напомним содержание некоторых понятий, касающихся его терминологии. Это тем более необходимо, что до сих пор нет единой общепринятой классификации апомиксиса и объяснения применяемых при его изложении терминов.

Эуспория, как известно, — типичный макроспорогенез с нормальным ходом редукционного деления. Образовавшиеся гаплоидные макроспоры развиваются в зародышевый мешок.

Анеуспория — это процесс спорообразования, связанный с нарушениями мейоза. Как правило, они происходят при первом делении мейоза, вследствие чего образуются 2 споры, ядра которых содержат диплоидный набор хромосом (=диплоспоры). Одна из них — халазальная — развивается в диплоидный зародышевый мешок (=диплоспория с последующим партеногенезом — Gusstafsson, 1947). Второе деление выпадает полностью. В зависимости от того, на каком этапе (в профазе или другой фазе) первого деления мейоза обнаруживаются аномалии в течении мейоза, различают следующие типы мейотического деления: апомотипное, семигетеротипное, псевдомотипное (объяснение этих терминов дано далее) и крайнее проявление анеуспории, при котором мейоз полностью заменен митозом (Солнцева, 1970). Последняя форма анеуспории характеризуется тем, что после митотического деления ядер материнских клеток макроспор происходит цитокинез и образуются две диплоидные споры, одна из которых развивается в диплоидный зародышевый мешок. При апоспории споры не образуются, а материнская клетка макроспор функционирует как материнская клетка зародышевого мешка. Если зародышевый мешок развивается путем митоза непосредственно из клетки вторичного археспория, то такая апоспория называется генеративной. Соматическая апоспория заключается в том, что развитие зародышевого мешка происходит из вегетативных клеток спорофита, например из клеток нуцеллуса, а не генеративных, т. е. производных первичного археспория. Во всех случаях апоспории развивающиеся зародышевые мешки диплоидные (Солнцева, 1970).

У популяций с преобладанием апомиктического способа размножения мы наблюдали случаи образования нескольких зародышевых мешков, находящихся на разных стадиях онтогенетического развития (рис. 4).

При этом макроспороцитами в семязпочках становятся одна, реже две археспориальные клетки. Однако на более поздних этапах онтогенеза семязпочки мы наблюдали двух- и четырехъядерные зародышевые мешки в количестве трех-четырех и более. Полной дифференциации из них достигает, как правило, один, реже два-три.

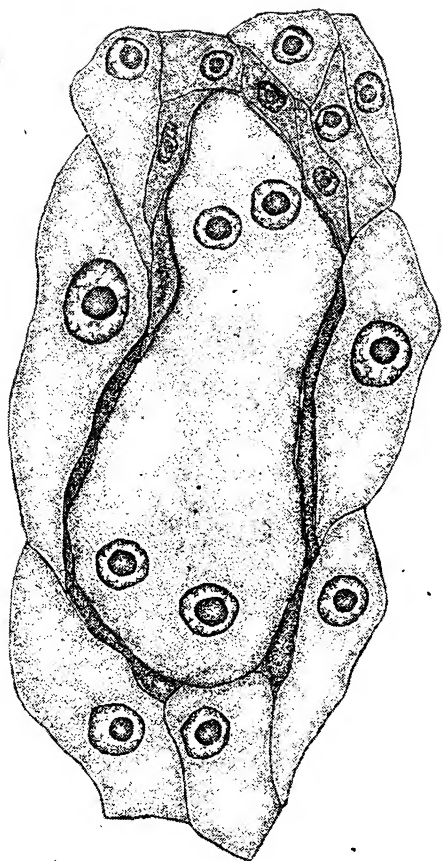


Рис. 4. Зародышевые мешки на разных стадиях развития у *Potentilla erecta*.

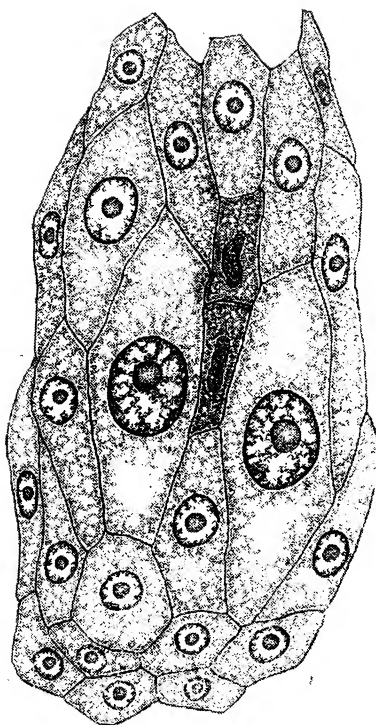


Рис. 5. Дегенерация диплоспор и развитие клеток вторичного археспория в апоспорических зародышевых мешках у *Potentilla erecta*.

Для выяснения происхождения зародышевых мешков необходимо проследить последовательный ход развития макроспороцитов и других клеток вторичного археспория, не вступающих в мейоз.

У апомиктических биотипов вторичные археспориальные клетки или их производные вступают в мейоз и становятся макроспороцитами; об этом свидетельствует наличие стадии синапсиса, однако по сравнению с половыми биотипами таких клеток вторичного археспория у апомиктов меньше.

Вместе с тем некоторые из клеток археспория II, смежные с макроспороцитами, увеличиваются в размерах, цитоплазма их вакуолизируется, а в ядрах наблюдается профаза, однако не мейоза, а митоза (рис. 2 и 5).

Особенно важно установить дальнейшую судьбу макроспороцитов, находящихся на стадии синапсиса. Это позволит проследить переход от эуспории к возможной анеуспории, приводящей через нарушение первого деления мейоза к образованию диплоспор. В последнем случае из одной халазальной диплоспоры развиваются передуредированные диплоидные зародышевые мешки.

Наличие макроспороцитов в семяпочках апомиктических популяций значительно усложняет разграничение анеуспории и апоспории.

Для *P. erecta* характерна частая дегенерация диплоспор (рис. 5), поэтому можно предположить, что происхождение таких диплоспор непосредственно связано с нарушениями мейоза макроспороцитов.

Анеуспория характеризуется определенными типами деления, приводящими к нарушению мейоза (Солнцева, 1970).

При апогомотипном делении диплоспоры гаплоидны, так как выпадает второе деление мейоза, а первое протекает без отклонений от нормы. Позже, после длительного периода покоя, хромосомный набор ядер удваивается и из таких диплоспор, чаще из одной из них, развивается диплоидный зародышевый мешок. Нами такие явления не наблюдались.

Нередуцированные споры — диплоспоры, возникающие в результате нарушения первого деления мейоза, могут образоваться как при семигетеротипном, так и при псевдогомотипном делении.

Семигетеротипное деление, приводящее к нарушению мейоза, характеризуется наличием реституционного ядра. У *P. erecta* такие ядра не были обнаружены. Отсутствие реституционного ядра при наличии синапсиса, вероятно, свидетельствует о том, что семигетеротипное деление, приводящее к нарушению первого деления мейоза, для *P. erecta* не характерно. Остается предположить, что диплоспоры возникают путем псевдогомотипного деления, для которого, как и для семигетеротипного, характерен синапсис. Безусловно, для выяснения этого вопроса требуется более детальное исследование нарушений мейоза в профазе, метафазе и в анафазе его первого деления.

Для других видов *Potentilla* (Smith, 1963а, б) есть указание, что макроспороциты, достигнув стадии синапсиса, могут возвращаться в интерфазное состояние. М. А. Плиско (1970), присоединяясь к взглядам Смита, считает такой процесс, а следовательно, и анеуспорию возможным у *P. argentea*. Однако тип деления, приводящий к нарушению мейоза, ею не установлен. Такое явление не исключено и у других видов *Potentilla*, но у *P. erecta* его проследить не удалось.

У *P. erecta* диплоспоры рано дегенерируют, а смежные клетки вторичного археспория разрастаются и приступают к митотическому делению. В ядрах таких клеток в профазе отсутствует стадия лептономы, когда хорошо выражена хромомерная структура хромосом, или стадия синапсиса, характеризующаяся клубком хроматиновых нитей (рис. 5). Следовательно, такие археспориальные клетки имеют иной тип генеративного развития — у материнских клеток макроспор мейоз замещается митозом. В данном случае следует выделить митотическое деление, приводящее к образованию диплоспор как крайнему проявлению анеуспии.

Крайнее проявление анеуспии характеризуется возникновением нередуцированных спор (диплоспор), при котором мейоз полностью заменен митозом (Солнцева, 1970). Подобного явления у *P. erecta* не наблюдалось.

При апоспии диплоспоры не образуются, а материнская клетка макроспор — макроспороцит — функционирует как материнская клетка зародышевого мешка.

На вероятность апоспии у *P. erecta* указывает и то, что клетки, из которых развиваются зародышевые мешки, непосредственно, минуя стадию образования диплоспор, начинают функционировать как материнские клетки женских гаметофитов. Первое митотическое деление их ядра не сопровождается цитокинезом, характерным для анеуспии в ее крайнем проявлении, когда мейоз в материнских клетках спор замещается митозом. Так как зародышевые мешки развиваются из клеток вторичного археспория, апоспию у *P. erecta* следует отнести к генеративной.

У *P. erecta* можно предположить наличие переходного явления от анеуспии к генеративной апоспии; это приводит к экономии времени на образование зародышевых мешков и в этом отношении является более прогрессивным. Вместе с тем генеративная апоспия, по-видимому, не единственный путь образования зародышевых мешков. Не исключена возможность анеуспии при нарушении мейоза в результате псевдогомотипного деления, если диплоспора сохраняет жизнеспособность. Но мы не наблюдали дегенерации только одной микропиллярной диплоспоры, поэтому можно предположить, что анеуспорический путь образования диплоидных зародышевых мешков для *P. erecta* не типичен, или по крайней мере не является основным.

Изучение последовательного развития вторичных археспориальных клеток в зародышевые мешки от одно- до четырех- и восьмиядерной стадии дает основание считать, что у *P. erecta* более вероятна генеративная апоспория (рис. 4).

Рутисхаузер (1943а) отметил генеративную апоспорию у других видов *Potentilla*. У *P. canescens* и *P. argentea* им была обнаружена соматическая апоспория.

Христен (Christen, 1950), Поддубная-Арнольди (1964) и Солнцева (1970) справедливо указывают на то, что при наличии многоклеточного археспория в семяпочке трудно отграничить генеративную ткань от соматической, а следовательно, и генеративную апоспорию от соматической.

Периферические клетки нуцеллуса, сходные с археспориальными и граничащие с ними, Христен называет «соматизированными». Такие клетки у *P. erecta* малоактивны и не отчленяют кроющих, а при развитии центральных клеток вторичного археспория в зародышевые мешки они дегенерируют.

Генеративную апоспорию можно довольно легко наблюдать на ранних этапах формирования зародышевых мешков. Развитие и. только из клеток вторичного археспория или их производных может служить критерием наличия генеративной апоспории.

Нами не наблюдалось образования зародышевых мешков из соматических клеток нуцеллуса, расположенных в халазальной зоне, хотя они четко выделяются среди других клеток нуцеллуса и, по-видимому, длительное время сохраняют меристематический характер (рис. 2). Следовательно, соматическая апоспория для *P. erecta* не характерна.

Эуспориические и апоспориические зародышевые мешки можно достаточно точно различить только на ранних этапах развития. Далее необходимо изучить последовательные стадии их формирования, включая зрелые восьмиядерные. Без применения специальных цитологических методов исследования очень трудно отличить дифференцированные апоспориические зародышевые мешки от гаплоидных эуспориических. Однако ряд авторов (Czapik, 1961a; Smith, 1963a) отмечают, что такие признаки, как увеличенные размеры ядер клеток яйцевого аппарата и постоянное отсутствие слияния полярных ядер перед оплодотворением, облегчает обнаружение морфологических различий апоспориических и эуспориических зародышевых мешков. Но мы ставили перед собой более доступную задачу — определить примерное соотношение эуспории и апоспории и как следствие — природу зародышевых мешков в различных популяциях *P. erecta*.

Наибольшая степень эуспории обнаружена в популяциях *P. erecta* на горе Яворник (90—95%) и в урочище Борканец (85—90%). На полонине Ровной, в урочищах Скалка и Костеривка также отмечено преобладание эуспории. В этих местах она составляет 65—80%. Промежуточное положение занимает популяция горы Плишка, у которой на долю апоспории приходится 55—60%. Значительное преобладание генеративной апоспории характерно только для популяции Анталовецкой Поляны, где эуспория составляет 30—35%.

Таким образом, в условиях Украинских Карпат в зависимости от экологических условий степень эуспории и апоспории, а соответственно половой и апомиктический способы размножения значительно варьируют. Популяции *P. erecta* представляют собой апомиктические — половые — комплексы особей со значительным преобладанием половых.

Во всех изученных популяциях фертильность пыльцы также варьирует, но определенный процент ее достаточно жизнеспособен, что обеспечивает функции опыления и оплодотворения.

ЛИТЕРАТУРА

П л и с к о М. А. (1970). Эмбриологическое изучение апомиксиса у представителей *Rosaceae* и *Compositae*. В кн.: Апомиксис и селекция. М.— Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Р о

манов И. Д. (1954). Эмбриологическое исследование хлопчатника. Развитие спорообразующих клеток в семяпочках. Тр. Среднеазиатск. гос. унив., 53.— Солнцева М. П. (1965). О развитии многоклеточного археспория у земляники. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.—Л.—Солнцева М. П. (1970). Основы эмбриологической классификации апомиксиса покрытосеменных растений. В кн.: Апомиксис и селекция. М.—Сорокина Т. П. (1974). Морфологическое и цитологическое изучение потомства F_1 от скрещивания между различными видами *Potentilla*. В кн.: Апомиксис и размножение и гетерозис. Новосибирск.—Christen H. R. (1950). Untersuchungen über die Embryologie pseudogamer und sexueller Rubusarten. Ber. Schweiz. bot. Ges., 60 : 153.—Czapik R. (1961a). Binucleare pollen mother cells in *Potentilla alba* L. Acta biol. Cracov, ser. bot., 4, 1.—Czapik R. (1961b). Embryological studies in the genus *Potentilla* L. I. *Potentilla Crantzii*. Acta biol. Cracov, ser. bot., 4, 1.—Czapik R. (1962a). Embryological studies in the genus *Potentilla* L. II. *Potentilla arenaria*. Acta biol. Cracov., ser. bot., 5, 1.—Czapik R. (1962b). Embryological studies in the genus *Potentilla* L. III. Hybrids between *P. crantzii* and *P. arenaria*. Acta biol. Cracov., ser. bot., 5, 1.—Forenbacher A. (1914). Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Potentilla*. Bull. Akad. Zagreb, 2, 86.—Gustafsson A. (1947). Apomixis in higher plants. II. The causal agent of apomixis. Lunds univ. 43, 2.—Hakansson A. (1946). Untersuchungen über die Embryologie einiger *Potentilla* Formen. Acta Univ. Lund. (Avd. 2), 42, 5.—Müntzing A. (1928). Pseudogamie in der *Potentilla*. Hereditas, 2, 11 : 267.—Müntzing A. (1958a). Further studies on intraspecific polyploidy in *Potentilla argentea*. Bot. Notiser, 111, 1.—Müntzing A. (1958b). The balance between apomictic and sexual reproduction in some hybrids of *Potentilla*. Hereditas 44 : 145.—Müntzing A. (1958b). Heteroploidy and polymorphism in some apomictic species of *Potentilla*. Hereditas, 44, 2—3.—Müntzing A., G. Müntzing. (1941). Some new results concerning apomixis sexuality and polymorphism in *Potentilla*. Bot. Notiser : 238—278.—Rutishauser A. (1939). Zur Embryologie pseudogamer Potentillen. Mitteil. Naturf. Ges., Schaffhausen, 15.—Rutishauser A. (1943a). Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer Potentillen. Ber. Schweiz. bot. Ges., 53, 5.—Rutishauser A. (1943b). Konstante Art- und Rassenbastarde in der Gattung *Potentilla*. Mitteil. Naturf. Ges., Schaffhausen, 18, 3.—Rutishauser A. (1945). Zur Embryologie apomiktischer Potentillen. Ber. Schweiz. bot. Ges., 55, 19.—Rutishauser A. (1946). Über Kreuzungsversuche mit pseudogamen Potentillen. Arch. Klaus-Stift. Vererb Forsch., 21.—Rutishauser A. (1947). Untersuchungen über die Genetik der Aposporie bei pseudogamen Potentillen. Experientia, 3, 5.—Rutishauser A. (1948). Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla*. Arch. Klaus-Stift. Vererb Forsch., 23 : 267.—Rutishauser A. (1949). Untersuchungen über Pseudogamie und Sexualität einiger Potentillen. Ber. Schweiz. bot. Ges., 59 : 409.—Schnarf K. (1929). Embryologie der Angiospermen.—Shimotomai N. (1935). Zur Kenntnis der Pseudogamie bei *Potentilla*. Proceed. Imp. Acad. Japan, 2.—Skalinska M., R. Czapik. (1958). Studies in the cytology of the genus *Potentilla*. L. Acta biol. Cracov., ser. bot., 1.—Smith G. L. (1963a). Studies in *Potentilla* L. 1. Embryological investigations into the mechanism of agamospermy in British *P. tabernaemontani* Aschers. New. Phytologist, 5.—Smith G. L. (1963b). Studies in *Potentilla* L. 2. Cytological aspect of apomixis in *Potentilla Crantzii*. New. Phytologist, 6.

Ужгородский
государственный университет.

Получено 30 XII 1974.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 57 : 581.9 (470.311)

«Биологическая флора Московской области». Под ред. Т. А. Работнова. Изд. Московского университета. Вып. 1. 1974. 216 с., 8 рис. (из них 1 карта), библ. с. 182—204. Вып. 2. 1975. 207 с., 18 рис. (из них 2 карты), библ. с. 187—206. Вып. 3. 1976. 182 с., 13 рис. (из них 2 карты), библ. с. 161—181

I. V. BORISSOVA, E. M. LAVRENKO. (A REVIEW).
BIOLOGICAL FLORA OF THE MOSCOW DISTRICT

Издание «Биологической флоры Московской области» (БФМО), предпринятое по инициативе известного советского геоботаника профессора Московского университета Т. А. Работнова, составляется под его руководством и выходит под его редакцией. Его ближайшими помощниками по организации этой трудоемкой работы и редакторами первых трех опубликованных выпусков являются сотрудники университета И. А. Губанов и М. Г. Вахрамеева. Начиная со второго выпуска указываются и рецензенты; таковыми являются: во втором выпуске А. Г. Воронов, В. С. Новиков и К. В. Киселева; в третьем — А. К. Скворцов, Е. Е. Гогина и А. А. Уранов. Очень важно, что указаны рецензенты, так как они по существу участвуют в редактировании рецензируемых работ и нередко даже определяют возможность их публикации. В связи с этим отметим, что в настоящее время во всех монографиях и сборниках статей, публикуемых Академией наук Украинской ССР, на обороте титула указаны рецензенты; видимо, судя по рецензируемой «Флоре», это начало делать и издательство Московского университета. В редактировании принимают участие и такие известные московские ботаники, как Т. И. Серебрякова и В. Н. Тихомиров; последний редактирует или сам составляет таксономическую часть описаний видов в этой серии видовых монографий.

Авторами видовых монографий, опубликованных в трех выпусках настоящего издания, являются следующие, преимущественно московские ботаники: Н. А. Аксенова, Ю. Е. Алексеев, А. М. Былова, М. Г. Вахрамеева, А. Г. Вовк, Е. Е. Гогина, И. А. Губанов, М. А. Гуленкова, Л. В. Денисова, В. Н. Егорова, И. М. Ермакова, Л. А. Жукова, Л. Б. Заугольнова, К. В. Зворыкина, А. П. Исайкина, Р. А. Карписонова, К. В. Киселева, И. Л. Крылова, Н. П. Крылова, И. М. Культиасов, Е. И. Курченко, А. П. Пошкурлат, Т. А. Работнов, И. Ф. Сацыперова, О. В. Смирнова, М. М. Старостенкова, В. Л. Тихонова, Н. А. Торопова, Н. Г. Царевская, В. А. Черемушкина, В. В. Экзерцева.

В конце первого выпуска опубликованы «Примерный план описания отдельных родов и видов растений в „Биологической флоре Московской области“, составленный в основном И. А. Губановым, Т. А. Работновым и В. Н. Тихомировым, а также статья И. А. Губанова «Biological Flora of the British Isles (библиографическая справка)», в которой приведены общие сведения об этой «Флоре» и план описания отдельных видов растений Британских островов в указанной серии, публикуемой в английском журнале «Journal of Ecology» (с 1941 по 1972 г. в нем опубликовано 120 небольших, но обычно очень содержательных монографий, посвя-

щенных отдельным видам или реже группам родственных видов). В указанной статье И. А. Губановым дан полный список родов и видов, охарактеризованных в этих монографиях, с полным библиографическим описанием соответствующих статей.

Кстати, большое преимущество БФМО состоит в том, что она в отличие от «Биологической флоры Британских островов», «Биологической флоры Новой Зеландии» и других подобных изданий печатается не в виде разрозненных статей в разных номерах журналов, а представляет собой серию специальных выпусков.

На титуле третьего выпуска настоящего издания указано старейшее научное общество страны — Московское общество испытателей природы; он посвящен памяти известного советского ботаника А. А. Уранова.

Всего в трех выпусках БФМО опубликовано 52 видовых монографии; перечислим их: голосеменные (2): *Juniperus communis* L., *Picea abies* (L.) Karst.; однодольные (14): *Agrostis canina* L., *A. gigantea* Roth, *A. stolonifera* L., *A. syreistschikowii* P. Smirn., *A. tenuis* Sibth., *Convallaria majalis* L., *Dactylis glomerata* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Festuca pratensis* Huds., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Nardus stricta* L., *Paris quadrifolia* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich.; двудольные (36): *Acer campestre* L., *A. platanoides* L., *Adonis vernalis* L., *Aegopodium podagraria* L., *Anemone nemorosa* L., *A. ranunculoides* L., *A. sylvestris* L., *Asarum europaeum* L., *Bunias orientalis* L., *Centaurea scabiosa* L., *Cerasus fruticosa* (Pall.) Woronow, *Corydalis bulbosa* (L.) DC., *C. intermedia* (L.) Merat., *C. marschalliana* (Pall.) Pers., *C. solida* (L.) Swartz, *Corylus avellana* L., *Daphne mezereum* L., *Fraxinus excelsior* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Heracleum sibiricum* L., *Mercurialis perennis* L., *Mulgedium tataricum* (L.) DC., *Onobrychis arenaria* (Kit. ex Willd.) DC., *Orob. vernus* L., *Polygonum bistorta* L., *Potentilla erecta* (L.) Rauschel, *Prunus padus* L., *Sambucus racemosa* L., *Sorbus aucuparia* L., *Trifolium hybridum* L., *T. pratense* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Th. pulegioides* L., *Th. serpyllum* L., *Tussilago farfara* L. Таким образом, в этот список вошел целый ряд древесных пород, кустарников, полукустарничков и трав, характерных для бореальных хвойных, широколиственно-хвойных и широколиственных (неморальных) лесов, в том числе несколько типичных для последних эфемероидов, а также много луговых растений и даже степных видов (степная вишня, горичвет весенний, чабрец Маршалла и некоторые другие), заходящих в южную часть Московской области.

Каждая видовая характеристика состоит из следующих разделов: 1) номенклатура и систематическое положение, 2) морфологическое описание, 3) географическое распространение, 4) онтогенез, 5) сезонный ритм развития, 6) способы размножения и распространения, 7) способ питания (у большинства авторов этот раздел отсутствует), 8) экология, 9) биологическая продуктивность, 10) фитоценология, 11) консортивные связи, 12) внутривидовая систематика, 13) хозяйственное значение. Иногда разделы «онтогенез» и «сезонный ритм развития» объединяются, так же как в некоторых случаях разделы «экология» и «фитоценология».

По нашему мнению, порядок расположения разделов не совсем удачен, так как близкие между собой разделы «морфологическое описание» и «онтогенез» разделены «географическим распространением»; «экология» отделена от «фитоценологии» и «географического распространения»; «внутривидовая систематика» далеко отстоит от «номенклатуры». По-видимому, логичнее было бы после «номенклатуры» с указаниями об общем ареале вида поместить раздел «внутривидовая систематика», затем привести «географическое распространение в Московской и соседних областях», «экологию» и «фитоценологию», а после этого — все морфологические и биолого-морфологические разделы, включая биологическую продуктивность. Либо вперед нужно было вынести биолого-морфологическую часть, а в конце поместить географическую и эколого-фитоценологическую. Заслуживают выделения в качестве особого за-

ключительного раздела «рекомендации для наиболее разумного использования», что, к сожалению, сделано только для *Daphne mezereum*.

Хорошо составлены таксономические справки о каждом виде или роде, автором которых, за небольшим исключением, является В. Н. Тихомиров.

Согласно принятой программе (см. выше), наиболее подробно и главное более или менее равномерно по принятым разделам программы описания охарактеризованы древесные породы, произрастающие в Московской области: ель европейская, клен остролистный, ясень обыкновенный. В среднем на каждый вид трав, полукустарничков и кустарников приходится от 8 до 12 страниц текста; в случае описания нескольких видов одного рода (*Agrostis*, *Anemone*, *Corydalis*, *Thymus*) — обычно несколько меньше.

Наиболее подробно авторы останавливаются на общем морфологическом описании вида и особенно на характеристике его онтогенеза (с момента прорастания семени до сенильного, старческого этапа) и сезонного развития; большинство рисунков также иллюстрирует преимущественно онтогенез вида в целом или его отдельные этапы. Однако далеко не для всех видов онтогенез разобран достаточно полно. Видимо, это связано с отсутствием данных, характеризующих различные возрастные состояния, которые требуют специального изучения. Остальные разделы (географическое распространение, способы размножения и распространения, экология, биологическая продуктивность, фитоценология, консортивные связи, внутривидовая систематика и хозяйственное значение) обычно излагаются более кратко.

Однотипные сведения иногда помещены в разных разделах. Так, фотосинтез в статье Л. Б. Заугольной (о ясене обыкновенном) рассматривается в разделе «биологическая продуктивность», тогда как в статье О. В. Смирновой (о сныти обыкновенной) он помещен в «экологию». Семенная продуктивность вида рассматривается то в разделе «онтогенез», то в описании семенного и вегетативного размножения, а ведь можно поместить ее и в раздел «биологическая продуктивность», что и сделал И. М. Культиасов (об эспарцете песчаном). Возможно, это в какой-то мере разнообразит одноплановые описания видов, но затрудняет их сравнение.

Весьма положительным фактом является не формальная, а очень насыщенная информацией характеристика сезонного развития растений (следует только изменить название этого раздела, так как сезонных ритмов в природе не существует; сезоны — это фазы годичного ритма). Этот раздел тесно увязан с двумя предыдущими и содержит подробное описание роста и развития всех элементов побега (вегетативного и генеративного), начиная с момента заложения почек и кончая отмиранием различных частей побегов.

Все авторы БФМО относят партикуляцию к вегетативному размножению растений. Однако существует и другое мнение, которое следует напомнить. Партикуляция — результат старения растения, она приводит только к вегетативному разрастанию (в понимании Е. М. Лавренко) отдельных его частей, а не к образованию новых особей, равных по энергетическому потенциалу особям семенного происхождения (сенильная партикула даже не равна в этом смысле парциальному кусту или детке вегетативно размножающихся растений). Особенно это видно на примере плотнодерновинных растений типа белоуса. Кстати, корневища его не стоит называть ползучими, так как «плотнодерновинность» и «ползучесть корневищ» понятия несовместимые.

При составлении биологических характеристик видов, кроме собственных исследований автора, широко использовалась литература как отечественная, так и зарубежная. Характеристики большинства видов основаны преимущественно на наблюдениях, проводившихся вне территории Московской области; это касается не только литературных данных, но нередко и наблюдений авторов. Нам представляется, что

это не умаляет значения книги, а, наоборот, повышает и расширяет ее значение. Публикуемая серия, формально связанная с территорией Московской области, в действительности подводит итоги нашим знаниям биологии, а частично и других сторон жизни видов высших растений средней полосы европейской части СССР.

Естественно, что в издании, в котором принимают участие несколько десятков авторов, не все комплексные характеристики видов равноценны; но большинство из них отвечает поставленной цели, а некоторые, особенно характеристики, основанные не только на «полевых» наблюдениях, но и на изучении растений в питомниках, содержат много нового для познания онтогенеза видов, подвергавшихся такому подробному исследованию.

В большинстве характеристик видов, особенно в разделах «онтогенез» и «сезонный ритм развития», авторы, на публикациях которых основывается соответствующее описание, обычно упоминаются в конце абзацев (часто таких авторов несколько). Иногда в этом же тексте используются и наблюдения автора данной видовой монографии без соответствующих оговорок. Нам представляется, что в тех случаях, когда описания онтогенеза или сезонного развития или иных особенностей и свойств растения построены в основном на литературных данных, это нужно отметить в начале всего описания или его частей. При этом следует ссылаться не только на работы авторов, но и указывать хотя бы в общих чертах район его исследований; примерно так: «По наблюдениям (ссылка на опубликованную работу или работы) в таком-то районе (часть страны, область или иная административная единица, окрестности более или менее известного населенного пункта и т. д.). . .». Всегда важно знать не только что и кто наблюдал, но и где проводились исследования.

К сожалению, самое слабое в настоящем издании — его иллюстративная часть, включая карты ареалов, которые для подавляющего большинства видов отсутствуют. Начнем с последних. В трех опубликованных выпусках всего 2 карты ареалов видов в целом (*Picea abies* и *Adonis vernalis*) и 3 карточки ареалов с точечным их показом в пределах Московской области (*Picea abies*, *Cerasus fruticosa* и 3 вида *Thymus* на одной карточке — *Th. marschallianus*, *Th. pulegioides* и *Th. serpyllum*). Общий ареал *Picea abies* достаточно выразителен, но, к сожалению, на нем не отмечена обширная территория, занятая сложным гибридным комплексом *P. abies* × *P. obovata*, а это почти вся европейская часть СССР. Общий ареал *Adonis vernalis* достаточно подробен, но картографическая основа, на которую он положен, слишком схематична. Недостатком всех точечных карт ареалов видов в пределах Московской области является неодинаковость их основ. Пожалуй, лучше всех основа на карточке ареалов трех видов *Thymus* в Московской обл.; речная сеть показана на ней достаточно подробно, но следовало указать хотя бы несколько населенных пунктов.

Что касается рисунков, то нам представляется, что особенно необходимы для настоящего издания изображения возрастных состояний вида в процессе онтогенеза, начиная от прорастающего семени, а также рисунки, отражающие его сезонное развитие. В связи с этим следует отметить в первом выпуске удачные, в той или иной мере схематизированные рисунки (реже фотографии) возрастных состояний белоуса (рис. 1), проростков и ювенильных растений свербиги восточной, а также фазы цветения и развития ее плода (рис. 5 и 6); во втором выпуске: схемы онтогенеза хохлаток луковичной и Маршалла, хохлаток плотной и промежуточной, а также начальные этапы онтогенеза хохлаток Маршалла и плотной (рис. 5, 7, 9, 10), возрастные этапы борщевика сибирского (рис. 14), рисунки и фотографии чабрецов Маршалла и ползучего в разных сезонных состояниях и разного возраста с указаниями типов побегов (рис. 16 и 18); в третьем выпуске: различные этапы онтогенеза луговика дернистого (рис. 3—5), фазы онтогенеза манника большого (рис. 7 и 8), возрастные состояния овсяницы луговой (рис. 11), схема строения

взрослой особи зеленчука желтого (рис. 12), возрастные состояния васьлика шероховатого (рис. 13). К сожалению, в первых трех выпусках этого издания подобными рисунками снабжены описания только немногих видов. Габитуальные изображения (фотографии, рисунки) желательны, но менее обязательны, чем упомянутые выше. Следует отметить очень изящные контурные рисунки двух видов хохлатки (рис. 6, 8, 11).

Фотографическая и графическая фиксация отдельных фаз онтогенеза или иных биоморфологических явлений имеет не меньшее значение, чем описательная.

Не всегда можно согласиться с определениями географического типа ареала вида. Так, ареал *Thymus marschallianus* (выпуск 2, с. 141) отнесен к «понтическому» типу, хотя здесь же отмечено, что этот вид имеет весьма обширный ареал от Австрии и Чехии на западе до Алтая и Средней Азии на востоке. К понтическому, или причерноморскому, типу следует относить ареалы только тех видов, которые распространены в основном в степной и лесостепной частях северного Причерноморья, заходя иногда в пределы тех же зон в бассейне Волги и проникая нередко на южную окраину лесной зоны. Ареал чабреца Маршалла следует назвать паннонско-понтическо-казахстанским.

Характеризуя обширный евразийский ареал *Anemone sylvestris*, автор пишет (выпуск 3, с. 135), что в Западной Европе этот вид тяготеет к «Понтической флористической провинции». Но, как известно, последняя находится на юге Восточной Европы. Автор, очевидно, имел в виду Паннонскую провинцию, которая действительно находится в бассейне Среднего Дуная, т. е. на юго-востоке Западной Европы.

Значительную ценность представляют большие списки использованной литературы, помещенные в конце каждого выпуска, где цитируются не только отечественные, но и многие зарубежные статьи, монографии, многотомные издания («Флоры») и т. д. Нам представляется, что в БФМО для сравнительной характеристики участия описываемых видов в составе растительности Средней Европы следует воспользоваться последним изданием известного определителя высших растений ГДР и ФРГ В. Ротмалера (W. Rothmaler, Weitergeführt von H. Meusel und R. Schubert. Excursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Berlin, 1972). В этом издании дана довольно подробная фитоценологическая характеристика всех видов флоры ГДР и ФРГ с использованием классификации школы Браун-Бланке.

Рецензируемое издание в общем хорошо выполнено в полиграфическом отношении: хорошая бумага, четкий шрифт, вполне удовлетворительные рисунки (но, как обычно, репродукции фотографий хуже графических рисунков), несколько грубоватое, но броское оформление переплета (книгу можно узнать на большом расстоянии, что важно для серийных изданий). Хорошо, что три грубых изображения растений на синевато-зеленом фоне переплета сняты со второго выпуска.

В заключение нужно поблагодарить Т. А. Работнова и его помощников, взявших на себя нелегкий труд организовать и опубликовать в короткий срок три выпуска первой в нашей стране «Биологической флоры» целой области, а по существу — средней полосы европейской части СССР. Пожелаем скорейшего продолжения и завершения этого важного издания, которое будет способствовать дальнейшему углубленному биологическому в широком смысле этого слова изучению флоры нашей страны, одной из основ существования человека.

И. В. Борисова, Е. М. Лавренко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 II 1977.

July, 1977

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

C O N T E N T S

	Page
M. P. Natkevičaitė-Ivanauskienė. Chorological evaluation of vascular flora of Lithuania with reference to its plant geographic division	929
N. V. Matveyeva, Yu. I. Chernov. Arctic tundras at the north-east of Taimyr peninsula. I.	938
E. F. Kutuzkina, A. L. Takhtajan. Some fossil species of <i>Leguminosae</i> from Sarmatian deposits of Mangus (Armenia)	954
V. V. Fedotov. New species of the eocene flora of Raitschicha in Amur region . .	961
N. D. Agapova. Cytosystematic investigation of european representatives of the genus <i>Ornithogalum</i> L. (fam. <i>Liliaceae</i>) of the U.S.S.R. flora. I. Subgenera <i>Beryllis</i> (Salisb.) Baker and <i>Myogalum</i> (Link) Peterm.	970
REPORTS	984
N. A. Petrova, G. F. Raspletina, B. L. Gusakov. Studies of the phytoplankton requirements for biogenic elements with the method of planned additions in lakes of different types. (984). — I. S. Trifonova, V. I. Martynova. Specifes composition of phytoplankton in different type lakes of Karelian isthmus. (990). — A. P. Belavskaya, N. B. Serafimovich. Brakes of water-chestnut <i>Trapa natans</i> L. s. l. on lake Vorokhoby in Pskov region. (998). — V. V. Plotnikov. Ontogenesis and sporophyte structure of <i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (<i>Huperziaceae</i>) in the South Urals. (1003). — T. M. Kiselyova. Structure of leaves and plastid apparatus in some herbaceous species of spruce forest. (1011). — G. S. Kalenov. Environmental and geographical investigation of <i>Tortula desertorum</i> Broth. distribution in Middle Asia deserts. (1015). — A. M. Askerov. <i>Pteridophyta</i> in Azerbaijan. (1022). — A. N. Berkutenko. What is <i>Arabis sinuata</i> Turcz.? (<i>Cruciferae</i>). (1030). — T. S. Rostovtseva. Chromosome numbers of some plant species from the South of Siberia. II. (1034). — V. N. Kosenko. Comparative karyological study of <i>Leontice ewersmannii</i> Bunge and <i>L. incerta</i> Pall. (<i>Berberidaceae</i>). (1042). — B. V. Gromov, K. A. Mamkaeva, N. N. Titova, G. N. Voinova. <i>Chlamydomonas proteus</i> Pring. from acid springs of Kamchatka peninsula. (1049). — G. V. Kulikov, Z. V. Ivantsova. Dynamics of pigments in leaves of evergreen and deciduous arboreous plants in Crimea. (1053). — V. Yu. Mandrik, E. A. Mentkovskaya. Cytoembryological study of some populations of <i>Potentilla erecta</i> (L.) Hampe (<i>Rosaceae</i>) in Ukrainian Carpathians. (Microsporogenesis. Differentiation of seedbud and development of female gametophyte). (1062).	
REVIEWS	1074
I. V. Borissova, E. M. Lavrenko. (A review). Biological flora of the Moscow district. V. 1. 1974. V. 2. 1975. (1074).	

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
М. П. Наткевичайте-Иванаускене. Хорологическая оценка флоры сосудистых растений Литвы в связи с ее ботанико-географическим районированием	929
Н. В. Матвеева, Ю. И. Чернов. Арктические тундры на Северо-востоке полуострова Таймыр. I	938
Е. Ф. Кутузкина, А. Л. Тахтаджян. Некоторые представители сем. <i>Leguminosae</i> в сармате Мангюса (Армянская ССР)	954
В. В. Федотов. Новые виды эоценовой флоры Райчихи Амурской области	961
Н. Д. Агапова. Цитосистематическое исследование европейских представителей рода <i>Ornithogalum</i> L. (сем. <i>Liliaceae</i>) флоры СССР. I. Подроды <i>Beryllis</i> (Salisb.) Baker и <i>Myogalum</i> (Link) Peterm.	970
СООБЩЕНИЯ	984
Н. А. Петрова, Г. Ф. Расплетина, Б. Л. Гусаков. Изучение потребности фитопланктона озер различного типа в биогенных элементах методом планируемых добавок. (984). — И. С. Трифонова, В. И. Мартынова. Видовой состав фитопланктона разнотипных озер центральной части Карельского перешейка. (990). — А. П. Белавская, Н. Б. Серафимович. Заросли водяного ореха <i>Trapa natans</i> L. s. l. сем. <i>Trapaceae</i> на озере Ворохобы Псковской области. (998). — В. В. Плотников. Онтогенез и строение спорофита <i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (<i>Huperziaceae</i>) на Южном Урале. (1003). — Т. М. Киселева. Структура листа и пластидного аппарата некоторых травянистых видов елового леса. (1011). — Г. С. Каленов. Эколого-географический анализ распространения <i>Tortula desertorum</i> Broth. в пустынях Средней Азии. (1015). — А. М. Аскеров. <i>Pteridophyta</i> Азербайджана. (1022). — А. Н. Беркутенко. Что такое <i>Arabis sinuata</i> Turcz.? (сем. <i>Cruciferae</i>). (1030). — Т. С. Ростовцева. Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири. II. (1034). — В. Н. Косенко. Сравнительно-кариологическое изучение <i>Leontice ewersmannii</i> Bunge и <i>L. incerta</i> Pall. (сем. <i>Berberidaceae</i>). (1042). — Б. В. Громов, К. А. Мамкаева, Н. Н. Титова, Г. Н. Войнова. <i>Chlamydomonas proteus</i> Pring. из кислых источников полуострова Камчатка. (1049). — Г. В. Куликов, З. В. Иванцова. Динамика пигментов в листьях вечнозеленых и листопадных древесных растений в Крыму. (1053). — В. Ю. Мандрик, Е. А. Ментковская. Цитоэмбриологическое исследование некоторых популяций <i>Potentilla erecta</i> (L.) Hampe (<i>Rosaceae</i>) в Украинских Карпатах (Микроспорогенез. Дифференциация семянки и развитие женского гаметофита). (1062).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	1074
И. В. Борисова, Е. М. Лавренко. (Рецензия). Биологическая флора Московской области. Вып. 1. 1974. Вып. 2. 1975 (1074).	

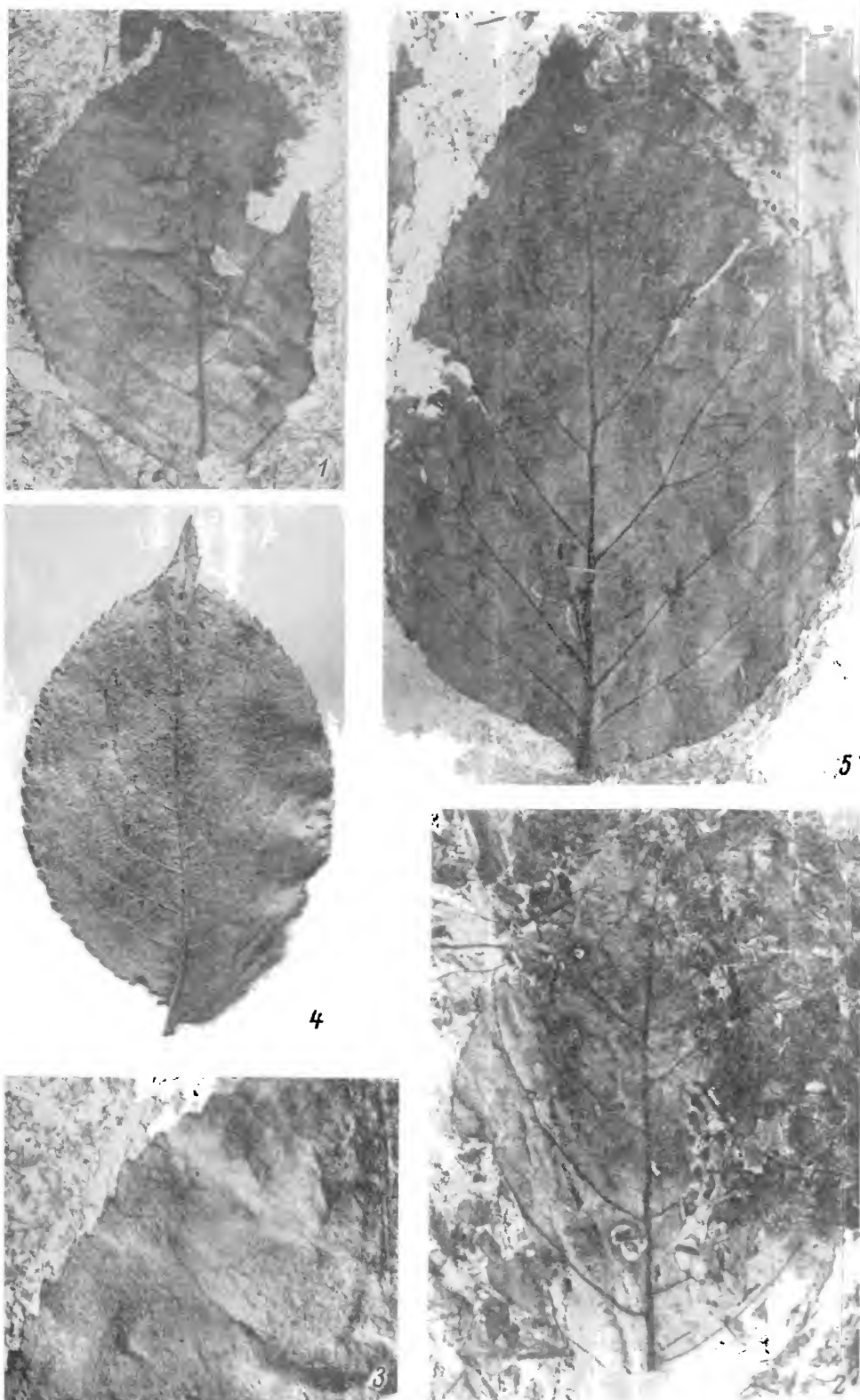


Таблица I

1—3 — *Weigela raitschichensis* Fedotov sp. nov., отпечатки листьев (1 — голотип, экз. № 1689, т. 45; 2 — экз. № 1690а, т. 45; 3 — экз. № 1689а, т. 45, деталь, $\times 2.5$); 4 — *Weigela florida* (Bunge) DC. современный лист, Сев.-Вост. Китай; 5 — *Aralia amurensis* Fedotov sp. nov., голотип, экз. № 1584а, т. 45, отпечаток листочка. (При репродукции таблицы уменьшены на 0.1).

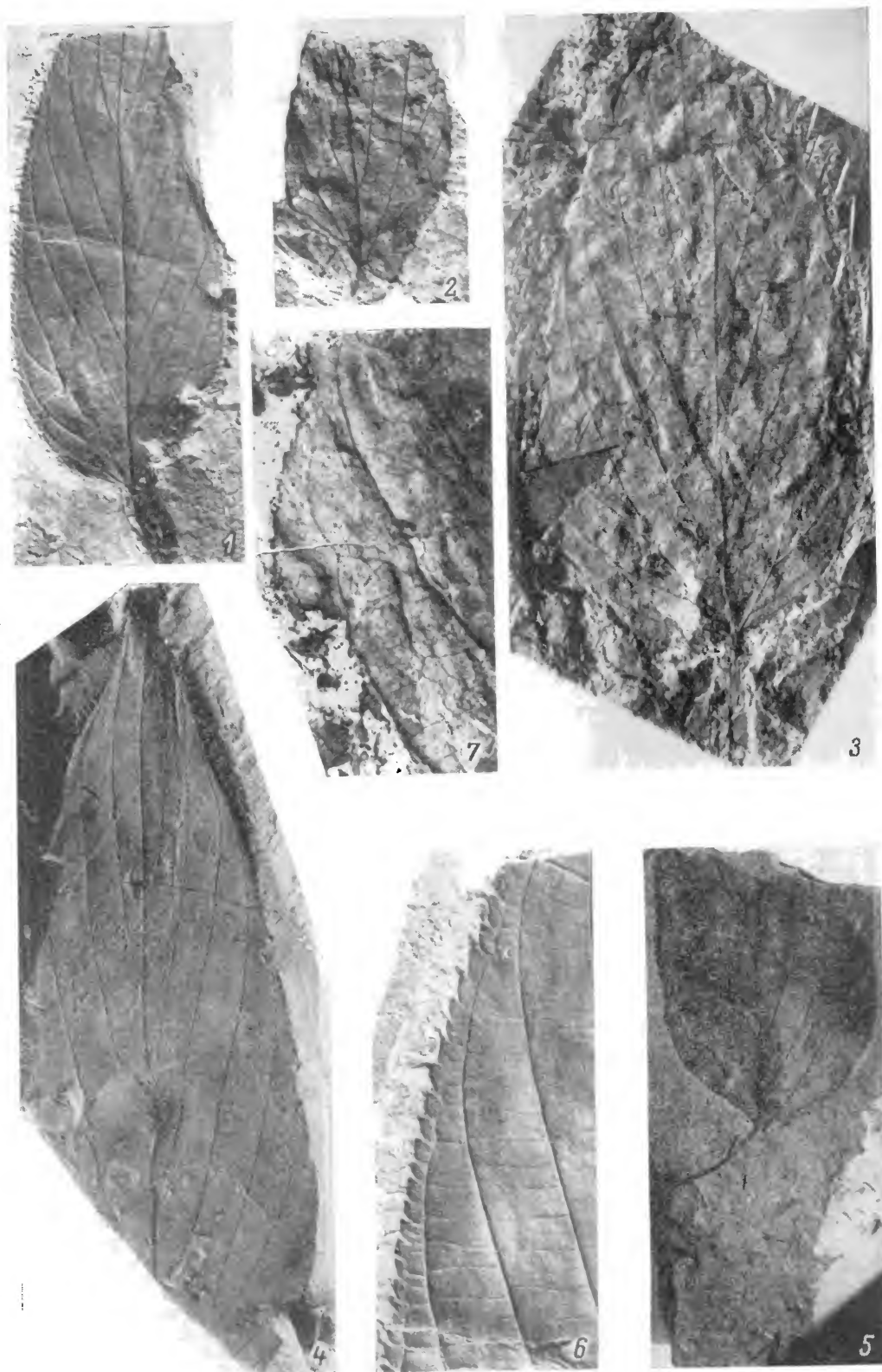
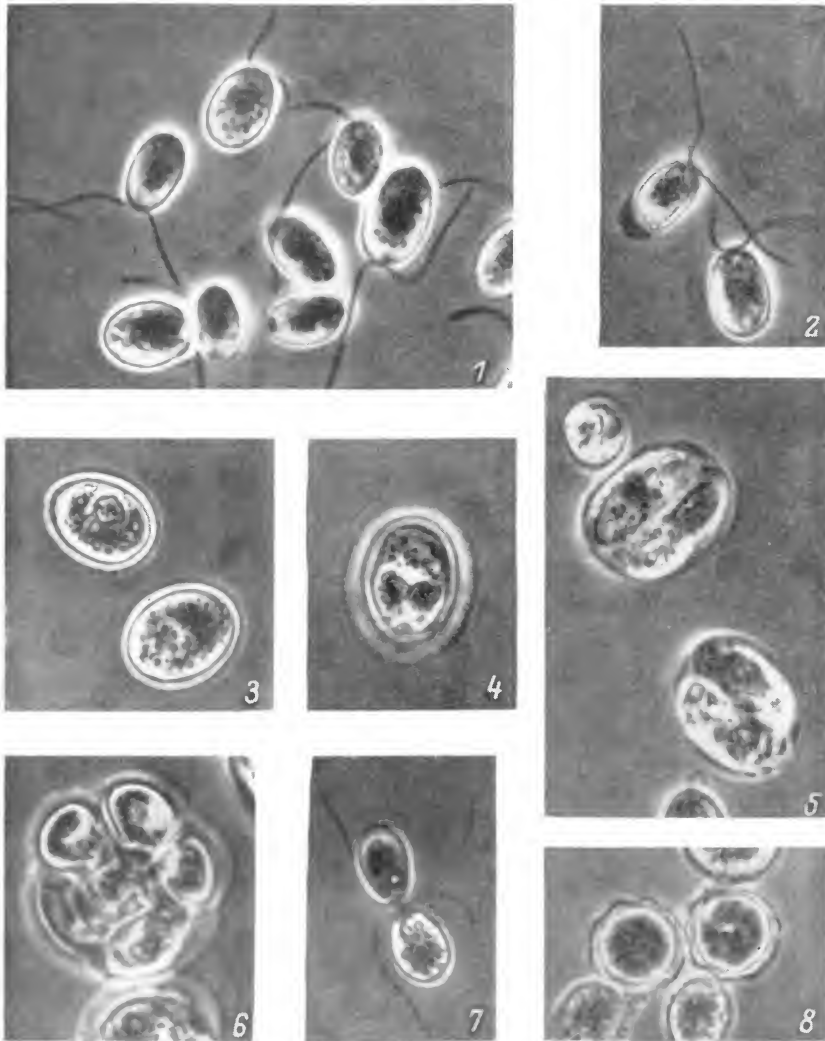


Таблица II

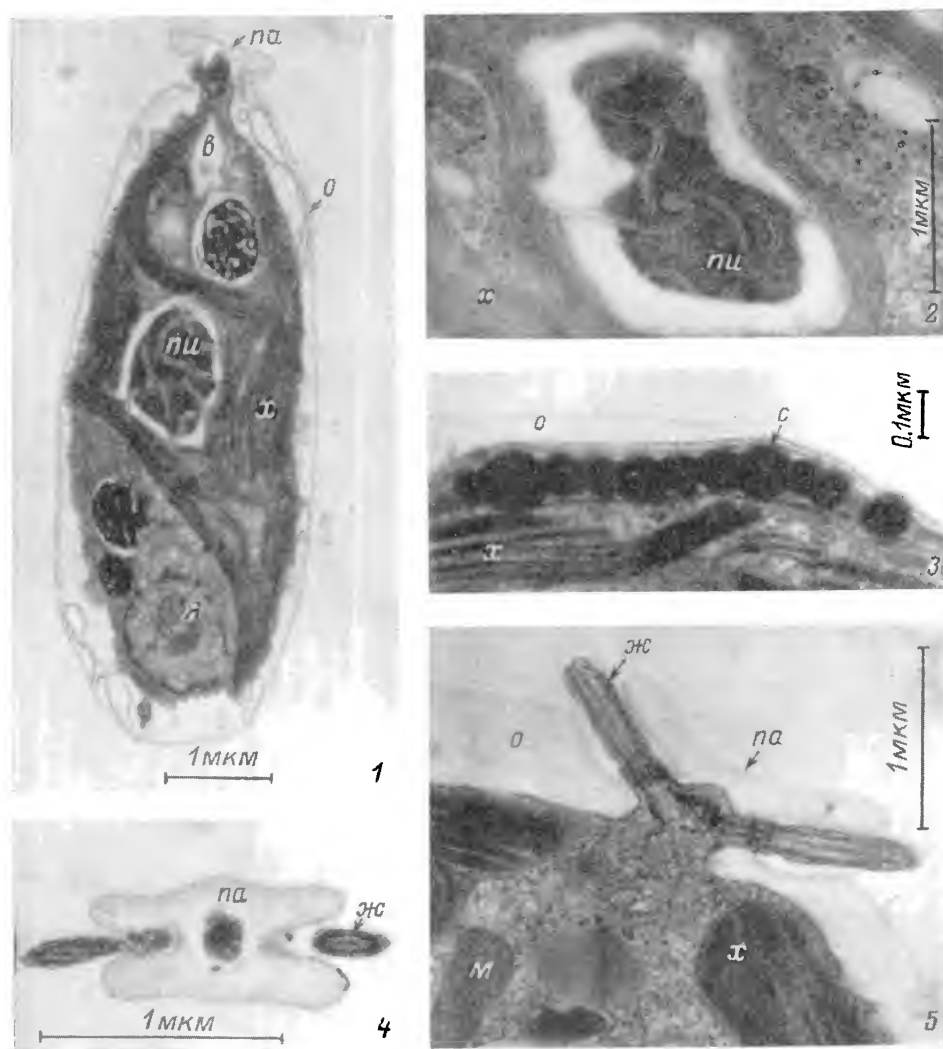
Gouania grubovii Fedotov sp. nov., отпечатки листьев (1 — голотип, экз. № 1265, т. 34; 2 — экз. № 343, т. 12; 3 — экз. № 320, т. 12; 4 — экз. № 1270, т. 34; 5 — экз. № 1781, т. 45; 6 — экз. № 1265, т. 34, деталь, $\times 2.5$); 7 — *Weigela raithschichensis* Fedotov sp. nov., экз. № 1690, т. 45, деталь, $\times 2.0$.



Т а б л и ц а I

Chlamydomonas proteus в фазовом контрасте, $\times 1000$.

1, 2 — подвижные клетки; 3 — неподвижные клетки; 4 — клетка с двумя пиреноидами; 5 — деление клеток; 6 — группа неподвижных клеток; 7 — копуляция гамет; 8 — зрелые зиготы.



Т а б л и ц а II

Ультратонкие срезы клеток *Chlamydomonas proteus*.

1 — общий вид клетки, фиксация глутаровым альдегидом-осмием; 2 — строение пиреноида, фиксация осмием; 3 — строение стигмы, фиксация осмием; 4, 5 — продольный и поперечный срезы папиллы, фиксация глутаровым альдегидом-осмием.
в — вакуоль, ж — жгутик, м — митохондрия, о — оболочка, па — папилла, пи — пиреноид, ст — стигма, х — хромофор, я — ядро.

ОТ РЕДАКЦИИ

В № 3 Ботанического журнала за 1977 год на странице 398 была опубликована заметка Л. П. Перестенко, вносящая номенклатурную поправку к роду *Abbotia* Perest.

По техническим причинам в исправленное название вкралась ошибка: на 11 строке (снизу) вместо *Abbottia* Perest. следует читать *Abbottea* Perest.

Президиум Всесоюзного Ботанического общества извещает читателей Ботанического журнала», что VI Делегатский съезд состоится в г. Кишиневе в сентябре 1978 г., а не 1977, как было сообщено в № 4 «Ботанического журнала».

1 р. 50 к.

Индекс
70056